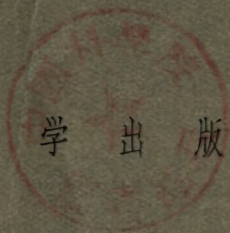


# 关于进化的几个問題

C. P. 馬丁等著

科学出版社





58.121  
444

# 关于进化的几个問題

C. P. 馬丁等著

張宗炳譯

科学出版社

1957年4月



S0015297

中科院植物所图书馆



## 內 容 提 要

这本小册子中一共收集了三篇論文,其中一篇是一本書中的結論一章,一篇是一个学术討論会上的演講,最后一篇是一篇綜合性的論評。三篇論文都取自英美的書籍杂志,在某些立場观点上同米丘林生物学不完全相同;但是值得注意的是,这三篇論文中在不同程度上,在不同方面都有許多事实及看法是与米丘林生物学相同的。

第一篇是“緩发变異与后天获得性遺傳”,作者反对突变選擇論,主張变異是直接与环境的影响有关,并且提出这样产生的变異,長时期后可以稳定下来,成为可以遺傳的,这些看法同米丘林生物学的見解十分相同;虽然論文中所引的事証是完全另一套,所得的結論都是一致的。

第二篇是“种質、魏斯曼与水螅綱动物”,这篇文章严格地批判了种質学說,并且正式提出取消种質这一名詞,作者們在自己的研究观察上,証明了魏斯曼的錯誤,以及这个学說的成見如何影响了后来的研究。

第三篇是“进化的方式”,这里提出了英美进化論者对于进化过程中量变与質变,渐变与突变的看法;可以做为討論新种形成学說的参考。

## 关于进化的几个問題

原著者 [加拿大] C. P. 馬 丁 等

翻譯者 張 宗 炳

出版者 科 学 出 版 社

北京朝陽門大街117号

北京市書刊出版业营业許可証出字第061号

印刷者 上海中科艺文联合印刷厂

总經售 新 华 書 店

1957年4月第一版

書号: 0737 印張: 2

1957年4月第一次印刷

开本: 850×1168 1/32

(滬)0001—5070

字数: 47,000

定价:(10) 0.36 元

## 目 录

緩发变异与后天获得性遺傳·····	C. P. 馬丁(1)
种質、魏斯曼与水螅綱动物·····	N. J. 貝列尔 C. K. 刘(23)
进化的方式·····	C. G. 辛普孙(41)





## 緩发变異与后天获得性遺傳\* \*\*

C. P. 馬 丁 (Martin)

(加拿大麦克吉尔大学解剖学系教授)

多少年来，解釋进化过程的突变選擇学說一直占領着这片場地。在遺傳学方面所有领导的学者都热烈地拥护这个学說。他們用这个学說来解釋、或至少企图用这个学說来解釋每一个事实；并且或多或少地着重声明，这些事实的每一个其他的解釋都已經尽力地試用过，但是最后都归失敗而被放弃。他們用合法的語言，企图建立起有利于他們的学說的假定，并且把証明的責任放在批評者的身上，而不放在維護这学說的人們身上。J. D. 希拉貝 (Hillaby) (1953) 在評論 C. D. 达灵頓 (Darlington) 所著的“生命的事实”一書时，曾說起一个挪威的动物行为学家；这位挪威的动物行为学家报告說：每一群家雞之中，有一个雞啄所有其他的雞，再有一个雞啄所有其他的雞，但是不啄第一个雞，这样一直下去，一直到这群雞中的最后那最可怜的小雞，这个小雞为所有其他的雞都啄。希拉貝說，在生物学家之中，遺傳学家及細胞学家在这“啄者”政体中占着第一位。也許是由于我的国籍的原故，我是“反对这政府的”，特别是反对为了討好政府的意見而用一种关闭的思想意識来压在我們身上。因此，我本能地就去尋找他們学說中的漏洞。而这个学說确是有許多的大漏洞。

---

\* 原文是1954年在华盛頓召开的“生物对毒剂抵抗性的起源”討論会上的发言。

\*\* 原文題为“进化的学說”，因为文中所講內容主要为緩发变異与后天获得性遺傳，而原文題目太嫌空泛，因此譯者作了更改。

首先：我們所能得到的一切証据都指示出，突变是一个病理的过程。所有已知的突变都在某种程度上减低了生命力或生殖力。真正有利的突变的存在，还没人知道。

其次：已經研究过的这些突变型的胚胎学，是与平行胚胎发育定律\* 冲突的。

第三：由于生命危害而使个体的被消灭，虽然在一定程度上是选择性的——即有缺陷者及弱者的被消除，但是超过这一程度时，在自然界的生物的死亡却是随机的。自然界中生物的死亡依赖于发生事件的时间、地点及条件。无疑地，环境条件常常能产生一个比较严密而全面的选择作用，但是，既然环境条件是在不断地变动，这样强烈的选择作用几乎永远是很局限在一处或是暂时性的，它们彼此之间可以对消。在自然間生物的消灭永久是极严密而持久地、在一大片面积的地上、在足够長的时间內进行着选择，以致能永久性地改变了一种生物的平均特征——这样的事实还没有。换句话说，究竟有没有形成新种的自然选择尚未被证实，而是可以怀疑的。

第四：在人身体上，有許多特征是部分地或全部地遺傳的，这些特征显然是太不重要了，以致它們本身并不具有任何能帮助生存的价值。現在还没有事实，也没有一点理由去設想，它們中的任何一个特征是与其他别的特征有联帶 (Pleiotropic) 的关系。在其他动物中，我們也知道有几百个同样的情形。它們不可能就用空泛的与猜想的“整个基因总体” (Total gene complex) 的說法来解釋。

第五：已經知道有許多例子：就是对于有机体绝对不利的特征在这种生物的种群中变成更普遍而广泛。自然所操縱的这种选择并无能力去阻止它們的傳延。

---

\* 即生物发生律或重演律——譯者註。



我在別處 (1953) 曾把這些批評更詳細地敘述過，並且曾經回答了遺傳學家們企圖反對這些批評的論斷。這裡，我必須要討論其他問題。但是，剛才所說的並沒有在任何意義上輕視了突變對於人類的重要性，無論是作為培育家畜家禽及栽培植物的新品種、或是作為遺傳學研究的工具。但是，上面所說的話卻對於突變在自然進化中的作用產生了嚴重的懷疑。它使得我們明白，突變選擇學說並沒有堅固的基礎，也不是像現在教科書上討論這一問題時所說的那樣沒有缺點。它開放了一條路，使我們能對於整個問題更客觀地去研究。

物種是進化的，這樣的事實極多。假如，我們反對物種進化的突變選擇學說，那麼我們用什麼來替代它呢？就是我們什麼也沒有，那我們也沒有理由去保留這個學說。這個學說現在應該反對或取消，由於它自己的缺點、由於它缺少證明的事實，並且由於存在着許多事實是它所不能解釋、或與它相抵觸的。並且，我相信，仔細地研究了所有的事實可以引出一個更好的替代學說。這裡，由於必要性，我只能將這替代學說的極簡單的大綱敘述一下，象這樣一個簡單的敘述，一定會象教書那樣的敘述，並且會對於許多應該詳細討論的地方簡略說過去。在我現有的時間內，我不可能詳細地來敘述。我只能為了被限於作這樣簡單的大綱而感覺歉然。但是，這也有一個好處，就是能夠一眼整個地看到這新的學說。這樣，一個人就可以看出它的優點與缺點，並且可以看出這學說與其他生物學部門的關係。

遺傳學家在解決這個問題時，常常是假設性征或是能遺傳的，或是不遺傳的。他們把性征分成兩個絕對的、完全分開而互不相容的兩類。假如一個性征在試驗中被證明為不能遺傳的，那麼他們立刻就將這性征歸到不遺傳的一類中，並且認為與他們無關。的確，在我們試驗所占的短短時間內，許多性征並沒有改變、或是只有看不出的改變，一代一代的傳下去；而另一些性征純粹是個別個

体的性征并且不遺傳下去。但是,已經有事实說明,并不是所有的遺傳性征都是同等程度地遺傳的。这一說法清楚地是来自两类不同的事証。首先,謝維尔曹夫(1931)从他对于无肢爬行类发育的研究,奠定了“演化过程中退化的逆序定律”(Law of inverse order of evolutionary regression)。当一个器官或一部分发生了演变的退化过程时,这退化过程的进行与发生的过程成为相反的次序。新形成的部分最先消失,最老的部分最后消失;一个性征越老,它就越能遺傳,并且它維持的时间最久。謝維尔曹夫的定律的普遍准确性几乎是肯定的,除了再加上一条,即体素之間对于忍受長久不用的能力是有差別的。謝維尔曹夫所揭露的事实,与所有的遺傳性征都是同样能遺傳的概念是抵触的,而所有遺傳性征都同样地遺傳这一概念乃是突变选择学說的基础。这些事实指出,遺傳性是相对的,而不是絕对的性質。这就包括了一个程度的問題。一个性征在系統发育上越老,那么它就越能持久,遺傳性也就越大。

其次,这一說法也可以用移植試驗来証实。当在一个极幼的胚胎上將一个肢体的一部分或將肢体的原器官从它正常的地位切下,而移植在胚胎的另一部位上,这一肢体就只能部分地发育。它的在系統发育上最古老的性征一般能完全发育,在系統发育上較晚出現的性征,发育得比較差些,而在系統发育上最近发生的性征常常完全沒有发育而不存在。

許多田間的觀察也証明了上面所述的說法。例如,以我們的家禽为例。毫无疑問,我們的鵝、鴨、火雞及雞都是从以前能飞翔的种类中演化而来的。对于前三种家禽,我們还有許多关于捕获及馴养它們的記錄。也毫无疑問,它們是在飼养过程中失去了大部分的飞翔能力,并且馴养与失去飞翔能力都很快地大批发生。至于鴨与雞,自从达尔文的研究之后,我們就知道它們翅內的骨骼比較它們的野生亲緣种的翅內骨骼为輕,而足的骨骼比它們的野生亲緣种的足骨为重。这些骨骼的特征是不是遺傳的呢?在我們試



驗的時間範圍內，它們是遺傳的，並且一般也以為它們是永遠這樣遺傳下去的。但是，當我們的家雞放野了，它們在比較短的時間中就重新獲得了飛翔的能力。在南美洲的“克里奧拉”(Creolla)雞，無疑地就是三百年前帶入的家雞的后代。赫特孫(Hudson)(1892)是一位有名的觀察家，他說在他的時代，這種雞還是半野生的，離開人居住的地方做窩，但是見了人並沒有逃避的趨向，而飛翔力很強。在畢特卡林(Pitcairn)島上，幾年前帶入的家雞的野生后代，已成為強有力而極快的飛翔者，並且成為射獵的對象(尼哥爾Nicoll, 1908)。還有，在馴養過程中，家豬失去了野豬所有的豬鬃及臉的長形，並且長牙也大大地退化了。所有這些特征一般都認為是能遺傳的。但是，正如達爾文所指出的，各處的放野了的家豬，在比較短的時間內，就重新獲得了野豬的豬鬃、長臉及大牙。所以我們有理由來說，我們家禽退化的翅骨以及家豬的退化的長牙都不是永久遺傳的。

在這一方面，重要的是必須認識到，一個創傷或是缺損是不同於不用，並且也不產生同樣的效果。一個創傷或缺損是從外界硬加到有機體的身上的，而不是由於有機體本身的潛能由內部發生的。幾千年來，希伯來教的男孩子都切去額上的皮，但是他們生下來時還是一樣地具有額皮的；切斷尾巴的綿羊，生下來後的綿羊還是帶尾巴的。但是雖然一個損傷本身不能成為可遺傳的，而有機體對於不斷的損傷的反應卻是成為能遺傳的，因為這種反應是由內部發生的。綿羊對於早期斷尾的反應，至少一部分可能使得搖動尾巴的肌肉大大減少了運用。現在，任何一個人看見過一個沒有斷去尾巴的綿羊時，不可能不看到這個動物對於搖動尾巴的能力小得可憐。尾巴掛着，不能動搖。綿羊的主人最多只能做到使綿羊微弱地搖動尾的上端。我還不知道有任何其他動物對於尾巴的搖動也這樣地如此無力控制。還有，幾千年來，綿羊的羊毛是每年給剪下或拔下的。這些動物對於這種剪毛或拔毛的處理的反



应,显然就是失去了自己落毛的能力;虽然到了一定的季节、并且显然是与丰富的食物供应的来临有关,羊毛只是变松、或是“高抬”起来一些,而并不脱落。在1851年的英国展览会上,展览了一个在几年中没有剪毛的“Southdown”绵羊。它的羊毛四边都拖到地上(罗平孙 Robinson, 1897)。頓恩 (Donne) (1924) 在新西蘭射到了一个放野了的家绵羊,这个绵羊身上至少有生長了五年的羊毛,因而大大地阻碍了它的行动。

所有这些事实使我們有理由加上一条断言,就是:傳遺性是有程度的;一个性征在系統发育上越老,它就越能遺傳,并且能在不用时維持最久;一个损伤不同于一个自願的不用,因而不能成为可遺傳的,但有机体对于不断的损伤的反应却可能成为可遺傳的。

所以,所謂的遺傳性征在它們遺傳的程度上是不同的。那么,这个尺度的另一端(即所謂不遺傳的性征)又是怎样呢?不遺傳的性征或誘发变异是不是在持久性方面也有差別呢?人身上的体蝨及头蝨在外表上及生活习性上是如此的不同,以致長期来,它們都被認為是完全不同的两个种\*。后来薛柯拉 (Sikora) (1917) 报告說,强使头蝨一連四代生活在人身体上,她可以把头蝨改变成为了体蝨。后来,薛柯拉 (1919) 又收回了她的报告,說道,这是由于一种誤会而报告的。但是,在这同时,她的結論却为別人所証实——巴柯 (Bacot) (1917),霍来脫 (Howlett) (1917—18)及凱林 (Keilin) 与諾特尔 (Nuttall) (1918—19)。显然,体蝨与头蝨的种族性征并不是簡單的誘发变异。当將蝨子放在头上或身体上时,这些性征并不立即产生,而只是在許多世代被迫生活在那环境下才会发生;并且同样的,假如这种蝨子被迫生活在另一种环境中,

---

\* 头蝨以前种名为 *Pediculus capitis*, 体蝨以前种名为 *Pediculus corporis*; 現在認為是一种,因此前者名改为 *P. humanus capitis*, 后者名改为 *P. humanus corporis*。

这些性征就会在許多世代中逐漸地在程度上減弱地拖延下去。同样地显然,它們并不是永远遺傳下去的,因为假如这些蟲子生活在另一环境內,过了几代这些性征就消失了。这些性征属于一个中間类型;对于这一类性征我們名之为緩发变异(Lingering modification)。关于緩发变异,我們知道得很多,但是由于緩发变异并不能归到遺傳学家的遺傳性征一类中,因而就被遺傳学家們所忽視了。讓我們举几个例。

很多昆虫的幼虫是以植物为食物的。有些严格地只吃一种寄主植物,即所謂單食性的;有些对于多种寄主植物无选择地都取食,这些就叫做多食性的。当强迫这些昆虫在几个世代中生活在它們所不取食的寄主植物上,它們可以变得对这新寄主植物有了适应,并且常常到最后它們会选择这新寄主植物而不选择以前的旧寄主植物。但是,对于新寄主植物的适应,以及失去了它对旧寄主植物的嗜好,需要經過許多世代才能完成。并且,一个种在一种寄主植物上生活得越久,它就越不容易改变它对这植物的嗜好,也就是需要越長的时间才能使它改变。因此,多食性的种类就比單食性的种类更容易并且更快地改变轉到新的寄主植物上;而在一种寄主植物上生活了几百年的一个种类,就是被强迫生活在另一种寄主植物上的几年之后,依然还对原来的寄主植物表现出它的嗜好。例如,速潑(Thorpe) (1930a, b) 发现,一种巢蛾 *Hypnomena cognatella* 只生活在梭树(Spindle tree)上。在英国当地的唯一种梭树就是落叶性的 *Euonymus europaeus*, 而这种巢蛾在这种树上一定已經生活了几百年之久。在劍桥附近,沒有人种 *E. europaeus*, 但是另一种常綠樹 *Euonymus japonicus* 种得很多。这种昆虫在这种树上飼食,可能也已經有几十年之久。但是,当給予这种昆虫这两种树来自由选择时,它們产卵的 5/6 是在 *E. europaeus* 上。这一个久老而長期成立的嗜好,并没有为几十年生活在另一种树上而受到影响。因此,一种昆虫对某一种寄主植物

的嗜好,在很多情形下,是不遺傳的。它可以被消除,而为了消除它而所需的时间、在某种程度上依赖于这一个种形成这个嗜好的时间。因此,在單食性的种中,这时间就比在多食性的种中为長,并且,常常需要很長的时间才能消除几百年时间中所形成的嗜好。这些嗜好显然都是緩发变异。这样的嗜好不同寄主植物的不同昆虫品系,被称为生物学的种族(Biological races)。完全相同情形的生物学的种族在鞘翅目昆虫、綫虫、血錐虫、真菌以及像槲寄主那样的寄生植物中也都存在。

再举另一个例子,这一个例子更近乎你們的兴趣。許多研究工作者(惠勃司特 Webster 1925, 1933; 蘭斯納 Lesne 及屈萊弗斯-西 Dreyfus-See, 1928; 曼利薩 Manressa 1932)从各种實驗室用的动物,培育出后代,然后用一定的細菌系或毒素接种到亲本上,而后測定它們的死亡率或感染率。最有抵抗性的、或是最易感染的亲本的后代被選擇来蕃殖后代,以后再用同一步驟进行。用这一种方法,可以进行对于抵抗性或易感性的严格的选择,而后一代的真正亲本并没有接触到細菌或毒素。五代之后的結果极小并且很不一致。显然,選擇沒有力量能使抗性增加。許多研究者所做的另一类試驗(罗勃次 Roberts 及卡特 Card, 1926; 蘭勃特 Lambert 及諾克斯 Knox, 1928; 尔文 Irwin, 1929, 蓄特 Schott, 1932; 蘭勃特, 1932; 海特次尔 Hetzer, 1937),是将每一代动物用一定的某种微生物接种,而由生存下来的个体中蕃殖后代。在每一种情形下,都小心地避免所用的細菌的变弱,或是使获得的免疫性或細菌本身的不致病性傳染給后代。在有些情形下,只將雄性动物(父本)接种細菌,或是每隔一代接种一次,或是用家禽作試驗动物;这些事实就都能安全地免去了細菌或获得的免疫性傳遞到后代。在每一个情形下,抗性都是穩定地一代一代地增加。这样产生的极高度的抗性是不可能由于選擇而产生的,因为第一类的試驗已經証明了它的不可能。并且这种抗性也不是遺傳



的,因为假如那些已經发生了抗性的种系,在几个世代中,不再接触到那一种微生物,那么抗性就慢慢地一代一代地消失了。这可以用以下事实来显示出:在所有这些試驗中,那些被小心地保护着而使它們不接触到微生物的对照种系,慢慢地在以后的世代中失去了它們早期所有的对于微生物的抗性。显然,抗性在多数情形下是一种緩发变异。在这些試驗中,还显示出另外一个奇怪的情形。当一个对某一种微生物的抗性的緩发变异消失之后,这一种族的生物在以后几代中退过了它的原来起始点、而变成了超易感性,然后才恢复到原来的状态。这一个現象,我建議称之为“反回現象”(Rebound phenomenon)是极常发现的,并且可以作为以前曾經有过緩发变异的証明。它的特殊意义就在于这一点:它完全使得用选择来解釋这些現象成为不可能。

对于某一毒物发生抗性的另一个例子,可以用介壳虫;介壳虫是美国加州柑橘树上重要的害虫。約在1912年,就有人注意到,在克罗那区(Corona district),用氫氰酸气薰蒸已經不如以前那样有效。后来就知道了,在这个地区产生了一种有抗性的赤圓介壳虫<sup>1)</sup>(奎耳 Quayle, 1922)。大約在同时,在列浮賽特(Riverside)地方,也发现了黑介壳虫<sup>2)</sup>不能用以前十分有效防治它們的氫氰酸气的剂量来防治。最后,在1915年,也在列浮賽特地方,出現了一种有抗性的柑橘粉介壳虫<sup>3)</sup>(奎耳, 1937—38)。这个抗性現象很快地就在加州蔓延开来,并且現在已占領了很大的面积。迭克孙(Dickson) (1940—41)氏以遺傳学家的一般自信心,就把这些事实用突变选择学說来解釋。虽然並沒有絲毫正面的事实来証明他的意見,他却大胆地断言:“这种昆虫的野外种群中所表現的抗性增加,乃是由于帶有抗性因素的个体在选择中的生存”,并且他預

1) 赤圓介壳虫的学名是 *Aonidiella aurantii* ——譯者註。

2) 黑介壳虫的学名是 *Saissetia oleae* ——譯者註。

3) 柑橘粉介壳虫的学名是 *Coccus pseudomagnoliarum* ——譯者註。

言,繼續用氫氰酸气薰蒸,抗性还要繼續蔓延开来,一直到所有的介壳虫都成为了純的抗性系。

以后,他又預言道,“对薰蒸的抗性就不会有显著的增加了,除非有另一个輔助因素出現”。整个的这套說法完全为以下的事实所粉碎:在每一个区域中,对薰蒸的抗性繼續增加到大大地超过了原来最有抗性的介壳虫的水平。氫氰酸气的剂量各地都必须增加,甚至于在只找到抗性系的地区中(奎耳, 1937—38; 岳斯特 Yust, 納尔孙 Nelson 及勃斯貝 Busbey, 1943 a, b)。理論上来說,抗性的进一步增加可以是由于新的突变的出現,但是抗性发生的速度,以及抗性的在每处都发生,使得这样的解釋成为极不可能。并且,奎耳指出,用一个抗性系的蔓延来解釋抗性的扩展与分布是几乎不可能的。林特格林(Lindgren) (1940—41)发现,預先用一个不致死的氫氰酸气剂量来处理,就增加了昆虫对于后一次用毒气处理的抗性;并且在抗性低的种系中,需要更長的时间才有这效果出現。这与下面这种意見是相合的:即有抗性的昆虫有一个較長的或較强的对毒剂的經驗,因此更快地能对微量的毒剂发生反应。这几乎是可以肯定的,对氫氰酸的抗性乃是一种緩发变异;这种說法有以下的事实可以証实,即用抗性的昆虫与无抗性的昆虫杂交时,第一子代及第二子代的抗性是处乎中間情形的(迭克孙 1940—41)。苹果蠹蛾对于砷素剂发生抗性情形中也有极相似的事实(司坦納 Steiner, et al., 1944)。

再举一个例,在寒冷地帶(高緯度)生活的哺乳动物,体色一般是白色的、或是到了冬天体色就变为白色。美洲鼬 *Mustella ermina*, 除去了在西海岸之外,到了冬天都变为白色;少鼬 (*M. rixosa*)、長尾鼬 (*M. frenata*) 及欧洲鼬在它們所处的北方地帶也变为白色,但是在南方地帶就不变。英国北部的黄鼬<sup>1)</sup>一般在冬

1) 英国黄鼬的学名是 *Putorius erminea*——譯者註。

天也变为白色，而在英国南部，它們就很少改变为白色。有人說，在本耐費山 (Ben Nevis) <sup>1)</sup> 頂上的黃鼬一年到头都是白色的。愛爾蘭的黃鼬 <sup>2)</sup> 永不变白。假旅鼠 <sup>3)</sup> 到冬天变为白色，但是真旅鼠 <sup>4)</sup> 并不变，可能是由于后者比較上更完全生活在雪复盖下的地道內的原故。北极狐 <sup>5)</sup> 都是白色的，但是在夏天或是在它們所处的南方地帶，它們的体色会变深或甚至于成为褐色的。在挪威及一部分蘇格蘭地区，山兔 <sup>6)</sup> 在冬天变成白色；但是在南部就不改变 (列特契 Ritchie, 1931; 凡賽-費茲奇拉特 Vesey-Fitzgerald, 1946, 卡哈倫 Cahalane, 1947; 馬特休斯 Matthews, 1952)。并且，我們知道当 50% 的黃鼬被人工地放在寒冷情形下也会变白。我們也知道，一个黃鼬一个冬天处在寒冷情形下；它的体色变白，在第二个冬天虽然并不处在寒冷情形下，体色也会略有变白。我們也知道，北极兔由挪威移到很少有雪的法罗斯 (Faroes)，但是它們繼續在几个冬天內体色变白，而后逐漸地失去了这一习惯 (威廉姆孙 Williamson, 1948)。我們也知道，由蘇格蘭將山兔移到愛爾蘭的南部时，山兔也有完全同样的情形 (巴萊特-汉弥尔顿 Barrett-Hamilton, 1899)。所以，我們有确实的根据来断言，在很多动物中，冬天的白色体毛乃是一个緩发变异。

在所有这些举例中——人、昆虫及其他动物的生物学种族，对葯剂发生抗性、冬天白色体毛的形成——所发的生性征都不是簡單的誘发变异。它們需要許多世代才能发生，并且当引起发生的因素取消之后，也需要許多世代才能退除。并且这些事实肯定

1) 英国北部的山——譯者註。

2) 愛爾蘭黃鼬的学名是 *Putorius hibernicus*——譯者註。

3) *Cuniculus* sp——譯者註。

4) *Myodes lemmus*——譯者註。

5) *Canis lagopus* 或 *Vulpes lagopus* 又名白狐、藍狐——譯者註。

6) 山兔的学名是 *Lepus timidus* 或 *L. variabilis*——譯者註。



地指出，一个緩发变异存在得時間越長，它就变得越固定，也就是需要越長的時間才能消除它。在这尺度的一端，我們看到所謂的遺傳性征并不都是同样的持久，它們越老，它們的持久性就越大。在另一端，我們也看到所謂的誘发变异也不是同样地暫時性的，它們越老，在以后的世代中它們能拖延的時間就越長。謝維爾曹夫的定律支配着一个器官的演化过程中的退化或遺傳性的退化，而一个完全相同的定律也支配着一个不用部分的个别的或誘发变异性的消失。在人类的骨节的慢性疾病中，周圍肌肉中首先退化的总是在系統发育上最近发生的肌肉。事实上，遺傳性的性征与不遺傳性的性征之間的區別界綫并不存在。一种性征逐漸地并入到另一种性征中去。

我們可以長時間地繼續来叙述这些事例，但是上面所引的那些事例对目前來說是足够的了。只要我們去寻找，那么緩发变异到处都可以找到，在所有生物中都可以找到。对于这一問題的最詳尽的研究乃是乔勒斯 (Jollos) (1921) 所进行的研究，他用草履虫 *Paramecium* 作为他的試驗动物。緩发变异的普遍性及无处不在性也可以从另一方面考虑來說明。当以自然間野生种的亲緣相近的品种杂交，它們的品种特征几乎总是以十分复杂的情形遺傳下去，在第二子代中有着极大的差异。遺傳学家們解釋这一事实时，他們說，这些品种差异是决定于許多因基的，也就是多因基性的 (Multifactorial) (鉄木費耳-利索夫斯基, Timofeef-Ressovsky, 1940; 馬叟, Mather, 1940—41; 陶勃陈斯基, Dobzhansky, 1941; 赫胥萊, Huxley, 1942)。但是，必須要記得，这种解釋只是为了使这些事实符合于正統的遺傳学學說而說的。并沒有一个情形內，这些因素曾被發現或認出。并且，假如这种解釋是真實的話，那么这种解釋就形成了一个极奇怪的、連接不起来的空隙——在我們家畜家禽中如此普遍的單因基性的性征与在自然間如此普遍的多因基性的性征。另一方面，当把帶有不同的、而发育完全的緩发变

异的种族来杂交时，它們的差別的遺傳显然也正是象自然間不同品种杂交时同样的复杂情况。巴柯特 (1917) 把头蝨及体蝨杂交，它們的差別就是成为这样复杂的情形而遺傳的。所以，大多数自然間品种的品种特征可能主要地都是緩发变异。

也許一般說来，我們是太偏向于把活的有机体看成为靜止的东西，而不看成为活动的、可塑的东西，尤其是在遺傳学的試驗中。实际上，活的有机体是极端有可塑性的。在比它們正常所处的环境条件极不同的情形下，它們几乎总是可以生存下来并且蕃殖。它們能在最令人惊异及最深重的損害及受伤情形下生存下来。在面对着在自然間它們可能遇到的一个性質上或是程度上新的环境因素时，它們能够很快地以誘发变异或緩发变异的方式而使它們自己适应。这种情况本身就大大地削弱了自然選擇的作用。只有在环境的改变超出了自然間常遇見的改变的情形时，選擇才可能真正的起作用。可能是，我們平常沒有注意到緩发变异的发生的原因，是由于在多数我們的試驗中，我們給于有机体的改变是比它們在自然間所遇到的改变更为强烈。并且，这种緩发变异及誘发变异完全隱盖了向着同一方向同时发生的突变，并使它們不为自然所選擇；因为，假如这种突变真正发生的話，它們并不能表現出有何差別，而使自然選擇能起作用。

讓我們来看几个有說明性的事例。在奧倫 (Oland) 島上，突萊孙 (Tureson) (1925 a, b) 发现了許多种植物在那里都有帶有特殊性征的地方种为代表。把这些地方种移到大陆上来时，这些地方种一直維持着它們作为地方种的特征，因此这些性征乃是遺傳的。在大陆上和它們同种的植物移植到奧倫島上去，在几个世代中也就产生了与島上地方种所具有的、相同的地方种性征；它們与原来的地方种就无法区别。但是，当这些移植过去的植物的后代又移回到大陆上来时，在小島上所发生的性征在几代中就消失了。显然这些性征都是誘发变异。我想，我們必須假定，原来这种植物

的祖先，在早期到达这島上时，就产生了这些地方种的性征（緩发变异）；因为这就是現在发生的情况。假如在一个或几个个体中，一个基因整体將已有的緩发变异改变成为了真正的遺傳性征，那又給它些什么好处呢？在自然选择起作用时，这又能起什么差别呢？据我們所知，完全沒有。再举一个相似的事例。在1913年，华尔台萊克（Woltereck）及其共同工作者（1931, 1934）將一些劍水蟲 *Daphnia cucullata* 由一个丹麦的湖里移植到一个平常沒有 *Daphnia* 生存的意大利湖中。到1927—28年中，这些劍水蟲大为蕃殖，而略为改变了它們的性征。把一部分这些劍水蟲又移回到原来的环境中时，这些改变逐渐消失，而在过了40世代后，就完全沒有了。这些性征是緩发变异。但是，在一个隣近的丹麦湖中，它的情况同意大利的湖十分相似，在那里我們有理由去相信劍水蟲曾長期在那里生活过；在这个湖里，华尔台萊克找到了一种当地的劍水蟲品系，帶有他所培养的意大利品种在十四年后才发生的性征。但是，在这丹麦的品种中，这些性征却是可遺傳的。

这种能遺傳的种族是如何产生的呢？或是，象北极熊那样的动物如何会获得了它永久性的白色体毛呢？假如是象选择論者所說的，它們是由于突变及选择而形成的，那么至少这是很特殊的了：我們并不知道任何一个动物由于突变而获得了这样适应性的白色体毛，而我們却知道許多动物由于緩发变异而获得了这种白色体毛。并且，苏姆納（Sumner）（1932）叙述了一个具体的事例，显示出由选择而形成一个具有保护色的种系，或是不可能的，或是令人不能相信那样迟慢的。

我們不能象赫胥萊（1942）那样用以下的假說来挽救突变选择学說；他以为，在一个特殊的环境中，誘发变异使得一个种系生活下来，一直到同一方向的突变发生为止。这样的假說是不行的。因为，就是假定在几个个体中真正产生了突变——对于这一假說我們現在一些証据也沒有——它也不会使得这一性征在整个种族



中成为了可遺傳的。但是这一性征在整个种族中是可遺傳的。显然，按照了突变選擇学說，这样的情形只有通过自然選擇把所有非突变性的个体都消灭而只留了純粹的突变型个体才能达到。但是，突变型的个体与非突变型的个体並沒有区别，使得自然選擇不能起作用。它們全都有白色的体毛。在突变型个体中，这一性征是可遺傳的；在非突变型的个体中，这个性征是緩发变异。假如，这两种情况要有任何优点的話，那只有緩发变异有好处；这就是当环境改变时，它还可以改变这性征。强拉入一整套外加的假說，例如說突变型个体可能有其他还不知道的优点，是不可饒恕地不科学的。是不是我們可以忽略去一切与突变選擇学說不相符合的事实，單單只是为了这一理由：即任何一个基因体当然可能想象到可以帶有隱蔽而不知的优点呢？假如，只有一两件不相符合的事实，这还可以原諒；但是从已刊出的文献中，显然这样的事实为数在几千个。

緩发变异是不是可以在長时期中逐漸深入而成为这样持久的性征，以致我們可以称它們为遺傳性征呢？在遺傳性征中，主要的一点就是它們以孟德尔的比例数而分离的。現在，我們有肯定的証据（虽然还不够令人信服）來說明，完全成立的緩发变异开始是以不規則及不一定的方式来分离的。勃罗姆（Bluhm）（1934，1935，1938）用蓖麻毒素注射到雄的白鼠中去。对这毒剂这些动物变成了过敏性的。她用它們蕃殖，在以后四个世代中，后代表現出过敏性的逐漸消退。然后，这一系的后代清楚地表現出了“反回現象”，在以后两代中成为对这毒剂是超抗性的。最后，它們又变回到穩定的原来狀況。但是，当把这完全恢复了的种系作近亲杂交时，在一些后代中，这过敏性現象又出現了。乔勒斯（1921）用草履虫放在高溫內处理，获得了一个种系具有抵抗高溫的緩发变异。当这些动物又重新放回到原来的溫度中时，这一緩发变异經過一两代交配之后就消失了。但是，当这已恢复了的种系又近亲杂交繁殖

下去时，在一些后代中，这一緩发变异又重新出現。浦魯华才克 (Prowazek) (1916) 在豆形虫 *Colpidium* 中获得了一个对皂素有抗性的緩发变异。这一抗性經過几次交配后还存在，并且在交配后，只傳給了一部分的后代。陶尔 (Tower) (1917) 在沙漠的环境条件下飼养馬鈴薯蚜虫<sup>1)</sup>，养了十八个世代。它們大大地改变了，并且既然这些改变是大批地发生的，它們就不会是突变，而可能是緩发变异。陶尔說，这些改变在极端的情况下，其遺傳方式象孟德尔的显性性格，未改变性征为隐性。我不能在这里詳細地討論这一問題，但是一切都指示出，馴养性可以在几乎任何一种生物中作为一种緩发变异而发生，而到了完全形成时，它就好像是依赖于孟德尔因素一样。

孟德尔遺傳的分离現象是在自然界中逐漸形成的，并且是經過了一个半分离或不完全分离的阶段而逐漸形成的——这一个概念是完全新穎的，是与我們已有的对于分离作用的想法不能調和的。但是，这并不能証明这概念不对，因为我們的想法至多只是实际情况的一个抽象。現在有些事实指示出这样的情况：当品种間性征差別很大而杂交时，这些性征就分离成为簡單的孟德尔比例数字，但是当同样的性征差別不大时，杂交后就得到不規則而极复杂的分离情况，以致遺傳学家都認為它們是依赖于許多因素的。我們知道有許多突变型，在与正常的野生型杂交时，就分离为簡單而直接的孟德尔比例；但是在这一种的可能分成的品系間的杂交时，它們的性征就分离成为极不規則的情形。最著名的例子就是帽头鼠 (Hooded rat) (卡色尔及菲列潑斯 Castle & Phillips, 1914; 卡色尔, 1916, 1917; 卡色尔及品克斯, Pincus, 1928)。司徒德文特 (Sturtevant) (1918) 还举了更多的例子。遺傳学家都用修改因基的原則来解釋这些現象。但是，这一解釋是远远不能普遍地成

1) 学名为 *Leptinotarsa decemlineata*——譯者註。

立；并且，假如这真是所有这些情形的完全答案，那么，完全突变型与野生型杂交时的分离情形总是那样簡單而直接，就是很奇怪了。此外，还有野外的观察也不能符合遺傳学这样的解釋。例如，由法国西部到德国，海葵(*Anemone pulsatilla*)逐渐地并且以几乎看不出来的程度在改变着。但是，当把两极端的海葵用来杂交时，它們的差別分离成为簡單的孟德尔比例。

我是不能胜任来討論这一学說如何应用来解釋細菌的变异的。但是，假如我了解得不錯，那么，西伐(Sevag)及罗薩諾夫(Rosanoff)(1952)显示出，他們的那一个对于鏈霉素有抗性的葡萄球菌品系、并不是由于从一个原来含有少数有抗性的个体的种群中选择而成的。在原来的种群里並沒有有抗性的个体；抗性只是在細菌接触了葯剂之后才出現的。西伐及罗薩諾夫認為，这抗性是由于葯剂直接作用所引起的。这似乎很清楚，突变是不可能由这样引起的。因为，在所有乔勒斯及其他工作者所进行的許多試驗中，成千成万的原生动物放在与砷及其他毒剂的处理下；虽然許多突变型是产生了，但是并沒有一个出現的突变型使得有机体对于处理用的毒剂有一点点抗性。在細菌之外的有机体内，这样适应性的突变也从来沒有人知道。另一方面，乔勒斯却碰到了几个持久性极長的对砷剂的抗性及对高溫的抗性的緩发变异，它們的持久性長到这样程度，以致只有用長期的飼养方法，才能把它們与突变区别开来。

在上面所述的理論的基础上，以下的預測應該是正确的：

(1) 一个种族的有机体，在接触到一个有害因素的不致死剂量时，就会对这有害因素发生一个誘发变异性的抗性。

(2) 假如这种接触維持了几个連續世代，抗性的程度就会一代一代的增長，一直到一点为止。

(3) 在多数情形下，这抗性最后并且很快地会超过原来种內最有抗性的个体的抗性程度。假如，抗性增加是由于突变及选择，



这就是不能的、或十分不可能的。

(4) 假如一个已經产生了极高抗性的种系，維持在几个世代中不再接触到該有害因素（或与有害因素相联系的因素），那么它的抗性会慢慢地逐渐地一代一代地消失掉。

(5) 在多数情形下，它会表现出“反回現象”，在一至二个世代中，它們变成了对这有害因素比正常的抗性更低。

(6) 然后，这一种系会在大約是它原来有的抗性水平上停住而安定下来。

(7) 假如一个已經在相当長时期內有了抗性的种系，或是一个抗性已經坚固地奠定的种系，与一个无抗性的种系杂交，子代中的抗性情况是不能預測的。有些是有抗性的，有些是易感性的，而多数是这二者的混合情况。但是这些类群不是成为一定的、可預知的比例。

(8) 一个性征在一个种系中維持得越久，那么当它与一个沒有这性征的种系杂交时，它們子代的分离情形就越近似簡單的孟德尔比例。

当然，对于上述的任何一点的研究，必須注意到不使有机体的抗性受到其一般健康情况的影响以及受到它最近受到处理时的压力而改变。

在結束时，讓我們再看一下在性質上略有不同的另外一些事証。

人类采用了直立的姿势，引起了几个構造上的改变。有些——例如盤骨的变形及重新排列，肋骨的成角現象等——早期就已出現，并且現在几乎在所有人的种族中都得到了同等的发展。有些改变还在发展之中，并且由于不同人的种族在进化的速度上有所不同，因此这些改变在較进步及进化更高的种族中，比之那些較原始而靜止不动的种族中发展得更为显著。一个显著的例子就是腰脊椎的弯曲情形。这一性征对于直立的姿势并不是必需的，它甚

至于并不能帮助直立的姿勢，因为所有人的种族都能同样容易地站立起来。这一性征只是直立姿勢的一个后果。它沒有产生任何好处，但是却有肯定的証据，說明它有严重的缺点——神經弓分开及椎間盤受伤的发病数增加了（西姆 Thieme, 1950）。西姆相信，这一腰脊椎的弯曲可能是不遺傳的；但是实际上并不是这样的，因为形成这一弯度的趋势是遺傳的。很可能，这一性征，同許多其他的正在演变的性征一样，一半是遺傳的而一半还是一个緩发变异。在一个从来沒有获得站立姿勢的人，这一个性征依然存在，但是略有减退。所以，这里我們似乎看到了一个肯定对有机体不利的性征，由于生活的方式而被加在有机体身上。虽然它是不利的，但是在人类中，它似乎还是慢慢地在进化形成。这种事例一定会使我們发生了疑問，究竟自然选择在自然界进化过程中是不是真正重要的因素。

再者，人类特殊的姿勢及运动方式，使得許多本来在其他动物中有积极作用的肌肉（或部分的肌肉），在人身上只做着靜止的功能。每一个这种肌肉（或部分的肌肉）已經或多或少地改变成为了韌帶，所以我們可以就这种情况作以下的結論：每一个肌肉（或部分的肌肉）在許多繼續的世代中作为一种特殊用途使用时，都已經改变成为了韌帶。这样的肌肉有很多。这些肌肉改变为韌帶，并不帶來任何我們可以看到的好处，因此要說每一个这样的改变可能帶有一个我們不知道的好处，实在是愚蠢的。所以，按照了突变选择学說，所有这些肌肉改变为韌帶只可能是由于每个改变乃是产生另一个有利性征的基因整体的副产品。因此，每一个这样的改变都是偶然的事件。所以突变选择学說竟然要我們去相信，許多具有同一起因的事情全都是偶然地同样地改变了。我完全不能看出，这样的信念有任何一絲一毫的地方可以称为是科学的。平常人按照了这些事实所指引的方向，我想，会更容易去相信，这样普遍的改变是与同一个共同的起因有关的。

因此,这里所提出的学說就是:在自然界的进化过程中,新的孟德尔式的性征一般是或总是由于緩发变异而产生的,而不是由于突变而产生的。关于所提出的这一学說,有三四个事实应该清楚地了解。这一学說是作为一个可能性提出的,这种可能性应该記住而加以研究。这一学說是一个可能性,而这个可能性把多数認為否証了后天获得性狀能遺傳的試驗都使它們失去了力量,那就是說,除非是这一可能性被否証了。这一学說并不与任何一个已确知成立的遺傳学事实有冲突或抵触。最后这一点,在目前遺傳学家为了拥护突变选择学說而造成的强有力的假說的面前,是不容易体会的。最后,正如上文所說的,証明这一学說的正面例証并不少。只有時間才能最后决定究竟这一学說是正确的或是錯誤的。但是,无论如何,至少一点是肯定的,突变选择学說以其目前的形式来解釋生物进化是无法为之辯护的。

### 参 考 文 献

- [1] Bacot, A. W. (1917) Proc. Roy. Soc. Med. 10, (2), 61.
- [2] Barrett-Hamilton, G. E. H. (1899) Proc. Zool. Soc. (London), 598.
- [3] Bluhm, A. (1934) Z. indukt. Abstamm.-u. Vererb. Lehre 67:203.
- [4] Bluhm, A. (1935) ditto, 70:512.
- [5] Bluhm, A. (1938) Arch. Rassen. Ges. Biol. 32:97.
- [6] Cahalane, V. H. (1947) "Mammals of North America." Mac Millan, New York.
- [7] Castle, W. E. (1916) Carnegie inst. Wash. Publ. №. 241:163.
- [8] Castle, W. E. (1917) Am. Nat. 51:102.
- [9] Castile, and Phillips, J. C. (1914) Carnegie inst. Wash. Publ. № 195:6.
- [10] Castle, and Pincus, G. (1928) J. Exp. Zool. 50:409.
- [11] Dickson, R. C. (1940-41) Hilgardia. 13:515.
- [12] Dobzhansky, T. G. (1941) "Genetics and the origin of species" Columbia, New York.
- [13] Donne, T. E. (1924) "Game Animals of New Zealand."
- [14] Hetzer H. D. (1937) Genetics 22:264.



- [15] Hillaby, J. D. (1953) *Spectator*. London.
- [16] Howlett, F. M. (1917—18) *Parasitology* 10:186.
- [17] Hudson, W. H. (1892) "The naturalist in La Plata."
- [18] Huxley, J. (1942) "Evolution, the modern Synthesis." Harper, New York.
- [19] Irwin, M. R. (1929) *Genetics*. 14:337.
- [20] Jollos, V. (1921) *Arch. Protistenk.* 43:1.
- [21] Keilin, D. and Nuttall, G. H. F. (1918—19) *Parasitology*. 11:279.
- [22] Lambert, W. V. (1932) *J. Immunol.* 23:229,241.
- [23] Lambert, and Knox, C. W. (1928) *Iowa State Coll. J. Sci.* 2:179.
- [24] Lesne, E. and Dreyfus-See, G. (1928) *Compt. rend. soc.biol.* 98:922.
- [25] Lindgren, D. L. (1940—41) *Hilgardia* 13:491.
- [26] Manressa, M. (1932) *J. Infectious Diseases* 51:30.
- [27] Martin, C. P. (1953) *Am. Scientist* 41:100.
- [28] Mather, K. (1940—41) *J. Genet.* 41:159.
- [29] Nicoll, M. J. (1908) "Three Voyages of a Naturalist."
- [30] Matthews, L. H. (1952) "British Mammals" Collins, London.
- [31] Prowazek, S. V. (1916) *Arch. Protistenk* 36:72.
- [32] Quayle, H. J. (1922) *J. Econ. Ent.* 15:400.
- [33] Quayle, H. J. (1937—38) *Hilgardia* 11:183.
- [34] Ritchie, J. (1931) "Beasts and Birds as Farm Pests."
- [35] Roberts, E. and Card, L. E. (1926) *Poultry Sci.* 6:18.
- [36] Robinson, L. (1897) "Wild traits in Tame Animals."
- [37] Schott, R. G. (1932) *Genetics*. 17:203.
- [38] Sevag, M. G. and Rosanoff, E. I. (1952) *J. Bacteriol.* 63:243.
- [39] Sewertzoff, A. N. (1931) *Zool. Jahrb. Abt. Anat.* 53:611.
- [40] Sikora, H. (1917) *Arch. Schiffs-u-Tropen-Hyg.* 21:275.
- [41] Sikora, H. (1919) ditto, 23:65.
- [42] Steiner, L. F., Arnold, C. H., and Summerland, S. A. (1944) *J. Econ. Ent.* 37:29.
- [43] Sturtevant, A. H. (1918) *Carnegie Inst. Wash. Publ.* № 264.
- [44] Sumner, F. B. (1932) *Biologiogr. Genet.* 9:1.
- [45] Thieme, F. P. (1950) *Anthropological papers-Museum of Anthropology, Univ. of Mich.* 1950 № 4.

- [46] Thorpe, W. H. (1930a) J. Linnean Soc. London. Zool. 37:489.
- [47] Thorpe, W. H. (1930b) Biol. Revs. Cambridge Phil. Soc. 5:177.
- [48] Timofeett-Ressovsky, N. W. (1940) "Evolution and the New Systematics."
- [49] Tower, W. L. (1917) Biol. Bull. 53:229.
- [50] Turesson, G. (1925a) Hereditas. 6:147.
- [51] Turesson, G. (1925b) ditto. 6:220.
- [52] Vesey-Fitzgerald, B. S. (1946) "British Game" Collins, London.
- [53] Webster, L. T. (1925) J. Exp. Med. 42:1.
- [54] Webster, L. T. (1933) J. Exp. Med. 57:793.
- [55] Williamson, K. (1948) "The Atlantic Islands" Collins, London.
- [56] Woltereck, R. (1931) Biol. Zentr. 51:231.
- [57] Woltereck, R. (1934) Z. Indukt Abstamm-u. Vererb. Lehre. 67:173.
- [58] Yust, H. R., Nelson, H. D., and Busbey, R. L. (1943a). J. Econ. Ent. 36:372.
- [59] Yust, H. R., Nelson, H. D., (1943b) J. Econ. Ent. 36:745.

[譯自 Sevag and Reynolds: Origin of Resistance to  
Toxic Agents, 1955]

## 种質、魏斯曼与水螅綱动物

N. J. 貝例尔及 C. K. 刘

(加拿大麦克奇尔大学生物系)

A. 魏斯曼所提出及发展的种質延續学說 (Theory of continuity of germplasm), 在十九世紀的最后二十年中, 对于整个生物学界有着极大的影响。几乎每一个生物学家在某种程度上都曾考虑过这一学說, 虽然目前在各个生物学部門內, 对它的看法很不相同。对許多遺傳学家來說, 它依然具有着神圣的气味; 对大多数胚胎学家來說, 这个学說和目前認為是簡單而純粹的发育問題或現象有着一个旧式的联系; 而对于許多植物学家來說, 他們只是模糊地知道有这样一個魏斯曼而已。这种差別是重要的, 并且反映出: 作为一个哲学概念來說, 魏斯曼学說对于这些生物学部門的关系。因此, 按照着一个人所研究的生物的性質, 这个种質延續学說可以是显然正确的、可能正确的、可疑的、或者甚至于是荒謬的。也許, 遺傳学家所常常表現出的某些热誠, 乃是由于这种担心: 即一个人一旦脫离了种質学說的安全保护, 就会落入到拉馬克主义的异端邪說中去。

有許多次曾有人激烈地攻击过这个学說, 例如, 哈极脫 (Hargitt, 1926) 作出結論說: “我相信, 生物学假如把种質学說完全地、永久地抛弃, 那么一定会有更多的进展。” 辛姆金 (Simkins, 1923) 也同样地对这个学說加以严厉的攻击; 但是虽然有这些攻击, 这个学說似乎还在增强, 例如从艾佛萊特 (Everett, 1945) 最近的热誠的支持就可以看出这一点。这种情况可能是由于种質概念中本身有其真理, 但是也可能是一种迴光返照 (即一个学說的垂死掙扎)。



無論是那一种情形,都需要重新来研究一下这个学說,研究它的本来內容、它从早期其他概念中的起源(因为没有一个学說是凭空提出来的),并且研究它以后的影响,以便由此来了解目前对这个学說的不同看法,并且假如有可能的話,来把这个学說的哲学意义从它的生物学基础中区别开来。

按照最近对魏斯曼学說发表过意見的艾佛萊特(1945)的說法,魏斯曼学說主要就是:种質与体質之間有一个清楚的区别,并且“生殖細胞很早就从体細胞分出,而只有生殖細胞才是一个个世代之間的联系,这个概念就是魏斯曼的种質延傳路綫(Germ-track)学說……魏斯曼的学說是建立在他自己对于水螅水母(Hydr-medusae)的研究上的。”

这些概念——体質与种質的抽象、种質延傳路綫的物質基础、以及水螅水母研究的意义——都是值得仔細再去审查的。虽然一般人以为魏斯曼对于水螅綱动物的性細胞的研究,只是証实他的学說而已,但是实际上魏斯曼本人在他最重要的著作〔“种質”(Germplasm)1892]中,把这一工作作为整个学說的基础与源泉。因此,他的“水螅水母性細胞的起源”(Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen 1883)这篇文章就成为了整个爭論中的核心。

应当記得,当达尔文的“物种起源”一書开始引起整个生物界的注意的时候,魏斯曼正好二十多岁;而当达尔文的学說在生物界站定立足、并且几年后在德国奠下基地时,魏斯曼正开始他的生物学工作的事业。他成为自然选择学說的一个热誠的信徒及支持者,并且后来大大地在他的同事等的或多或少的哲学思想所影响——即耐格尔(Nägeli)的遺傳質(Idioplasm)概念与赫克尔(Haeckel)的发育重演学說<sup>1)</sup>。魏斯曼本人的特殊的进化学說,主

1) 即生物发生律。

要是这三种概念的結合,并且加上了一些他自己的推論。

所以,魏斯曼是帶了这种看法来研究水螅水母的;因此下列一点也就毫不足为奇:他在他的观察中所形成的概念,在某种意义上乃是当时早已存在的看法;因为在几乎同时,諾斯鮑姆(Nussbaum, 1880)也发展了一个基本上相同的学說(虽然比較更着重于形态学方面)。这两位生物学家,各人都把当时的看法具体地发展成为了他們自己的学說,但是却并不能說,他們研究的时候不帶有主观的成見。这种情况是很奥妙的,因为虽然他們彼此都不承認他們的共同兴趣,并且魏斯曼甚至于是十分反对諾斯鮑姆的看法,但是事实上却是諾斯鮑姆的种質分离学說,被人了解为魏斯曼主义、并在其中起着最大的影响,被人当作魏斯曼主义支持着和反对着。

### 魏斯曼与水螅綱动物

虽然魏斯曼对于水螅綱动物的研究,是他和他的跟随者所認為是魏斯曼学說的基本根据,但是这篇論文却从来没有譯成英文,并且,無論是这学說的支持者及反对者都很少直接提到这篇文献。因此,我們就必須在这里更詳細地对这篇文献叙述一下。

魏斯曼研究了三十五种水螅綱动物之后,他所做的第一个重要的观察就是:生殖細胞形成的地位(Keimstätte)(也即生殖細胞分化的所在),与有性世代的情况之間有一个一定的关系。他把有性型的水螅水母分为六期,这六期的次序表现出形态退化的逐渐改变过程:

第一期:自由生活的水母。

第二期:帶有輻射管、但是没有边缘触手的水母体,一般也没有緣膜、感觉器及口,并且生殖腺是在水母体脱离水螅虫母体时放出。

第三期:固着生活的水母体,輻射管一般不全或没有;具有內傘腔。

第四期：固着生活的生殖体，体壁依然具有内胚层及两个外胚层，但是没有口及辐管，垂唇直接被包围在内。

第五期：固定生活的生殖体，它的体壁只具有不完整的胚层。

第六期：胞囊 (Sporosac)，已经不再具有任何水母体的构造。

同样地，生殖细胞形成的地位也被分为六期；这六期表现出逐渐向中心迁移的改变，也就是逐渐向这生物体的近基部处迁移。

第一期 生殖细胞形成地位在垂唇的外胚层内，

第二期 在内叶 (Entocodon) 内，

第三期 在生殖体的芽体的内胚层内，

第四期 在胚柱的内胚层内，

第五期 在侧生水螅体的共肉 (Coenosarc) 内，

第六期 在主水螅体的共肉内 (第一图)。

必须承认，虽然以一期对一期来比较，并不一定能一一符合，但是生殖细胞的形成地位与有性世代方面的形态退化之间的平行关系却是很显著的。对于生殖细胞形成地位的改变，魏斯曼以为它的原因乃是为了促使性成熟加速的缘故。

既然从自由生活的水母体到固着生活的胞囊的改变，乃是一个系统发育的退化过程，因此魏斯曼立刻就把生殖细胞形成地位的改变也认为具有进化的意义。他把那些产生自由生活的水母体的生殖细胞形成地位作为起点，因为在这些动物中，水母体并没有退化，因而它们的生殖细胞形成地位应该是最能代表原始的情况的。在几乎所有的筒水螅（带有自由生活的水母体的）内，魏斯曼发现，它们的生殖细胞形成地位都在垂唇的外胚层（第一图：第一期）。由此开始，就产生了一个生殖细胞早熟分化的趋势。生殖细胞不在垂唇形成之后再行分化（有时甚至于在水母体从水螅虫母体分出之后才分化），而在水母体初期（即内叶时期）就分化，这时候水母体还只是一个胚芽而已。这个改变（第一图：第二期）主要是时间上的改变，在地位上并没有很大的改变，因为生殖细胞分化



所在的內叶的內层、將來还是发展成为垂唇的外胚层的。生殖細胞形成地位以后的变动,可以按照以下两条路綫之一来进行:(1)生殖細胞形成地位依然在外胚层,但是退縮到了生殖体芽体的体壁之內;或(2)生殖細胞形成地位由外胚层轉变到了生殖体芽体的內胚层內。这两种方式在筒水螈以及海梳水螈(Campanularids)中都有发生。按照第二种方式,我們就得到了第三期(第一图):生殖細胞的形成地位在这时便在生殖体芽体的內胚层內。进一步的改变即成为第四期(第一图),这里生殖細胞的形成地位退入到了胚柱的內胚层內。在第五期(第一图)中,生殖細胞的形成地位处在更深入的側螅体的共肉內,这一时期从胚层方面來說是一个不同性質的类群,因为生殖細胞可以在外胚层或是在內胚层內分化。最后,在第六期(第一图)时到达了改变的頂点,这时候生殖細胞的形成地位已經在主螅体的共肉內。在魏斯曼所研究过的各种水螈水母中,只有 *Eudendrium racemosum* 达到了第六期;既然在这情形下,生殖細胞是在外胚层內分化的,因此第六期可能是由第二期經過第一种方式的改变而逐漸形成的。

这里可以指出:虽然生殖細胞的提早发育以及生殖細胞形成地位逐漸向中心移位的趨勢,乃是水螈綱动物中一个不可否認的現象,但是过分着重它在系統发育上的意义,使得魏斯曼在解釋他所面对的許多事实时,帶來了不必要的断言;在这些事实中,例如,生殖細胞形成地位在同一种生物的不同性別的个体中就有很大的不同,就是一个事实。魏斯曼解釋这一事实时,就以为是动物在机能利用方面的不同。

但是,魏斯曼所認為的生殖細胞形成地位的改变的意义并不至此。还有两个重要的观察,才能完成它的全部含义。第一个观察包括兩項:

1. 生殖細胞形成地位在一种生物中(或是,在某些情形下,在某一种生物的某一性別中)总是穩定地固定在一定地位。它永

不会由一处改变到另一处，或由一个胚层到另一胚层。

2. 組織学上已分化的細胞永不能变为生殖細胞，只有胚胎状态的細胞才能产生生殖細胞。

姑且不論这两个观察是否正确这一問題（古德 Goette 及哈极脫对此都有意見）；至少是很奇怪的，我們看到魏斯曼立即得到結論說：“并不是任何細胞在一定情形下都能变成生殖細胞，而只有那些在以前世代中被决定来变成生殖細胞的才能这样的改变。”（魏斯曼，1883，226 頁）。因为这一点推論的本身，就是他以后（在 1885 年）所形成的种質延續学說的主要关键。

魏斯曼所作的另一个重要的观察就是：与生殖細胞形成地位在系統发育上的迁移絕然不同，生殖細胞的成熟地位（Reifungstätte）是十分固定的，并且与生殖細胞在系統发育上的原始形成地位（即生殖細胞形成地位的第一期，也就是在垂唇的外胚层）相符合。甚至于那些生殖細胞形成地位改变得最厉害的种类，它們现在还依然維持着生殖細胞成熟地位在垂唇的外胚层內。

由这三点：（1）从第一个观察他所得到的推論，即只有以前决定的細胞才能形成生殖細胞；（2）生殖細胞形成地位在各种水螅水母中是不同的，并且整个地來說，表現出一个向中心迁移的趋势；（3）生殖細胞的成熟地位是固定在垂唇的外胚层內的，魏斯曼就这样推論出来了生殖細胞迁移（包括原始生殖細胞及已形成的生殖細胞）的結論。这就是他的那篇論文中的最重要的論点。

魏斯曼所用来奠立这一論点的方法，无非就是把系統发育的情形应用在个体发育上。換句話說，他想象生殖細胞的个体发育乃是生殖細胞进化过程的重演。既然在某些帶有自由生活型的水母体的种类中，生殖細胞的形成地位与成熟地位都是在垂唇的外胚层，因此他以为，生殖細胞一定就在該处起源（成为原始生殖細胞），在該处分化，并在該处成熟；虽然在目前，生殖細胞的形成地位可以在不同程度上迁移变动，但是从原始生殖細胞的先定性質

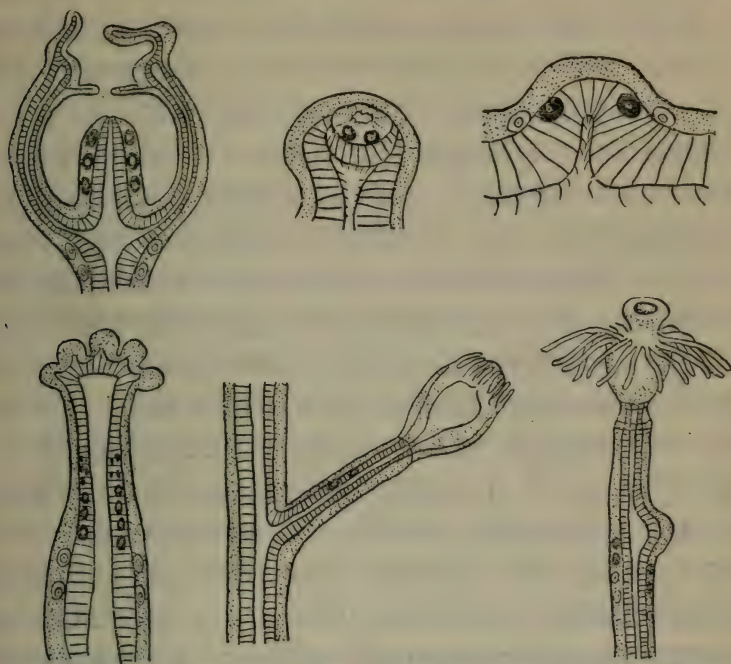


图1 水螅水母的生殖細胞形成地位的迁移变动,六个时期(仿魏斯曼)

外胚层加小点,内胚层加横綫,生殖細胞为圓形的,黑色的圈为已形成的生殖細胞,不加黑色的圈为原始生殖細胞。1.水母发育的后期,已形成的生殖細胞在垂唇的外胚层內。2.水母发育的早期,显示内叶(水母体的胚体)与中腔,以及生殖細胞在内叶中的情况。3.生殖体(或退化的水母体)发育的早期,已形成的生殖細胞在内胚层內,魏斯曼以为它是由生殖体外胚层迁移而来。4.胚柱,在兩側將形成生殖体,在生殖体开始形成之前,生殖細胞已在体壁中。5.生殖細胞迁移至側螅体的干內。6.生殖細胞迁移入主螅体的体壁內。

来看,它一定还是在那原始地位(即垂唇的外胚层,或将会形成垂唇外胚层的胚芽)起源的。因此,就由于这个原因,魏斯曼認為水螅水母的生殖細胞永远是由外胚层起源的,無論它是在外胚层內分化、或在内胚层內分化。



既然原始的生殖細胞是从垂唇的外胚层中所产生，因此它們一定經過一度迁移，这样它們才能到达新的生殖細胞形成地位，而在該处分化成为生殖細胞。这就是迁移的第一阶段。另一阶段是生殖細胞从它的形成地位再迁移到成熟地位；看来似乎这种的迁移乃是必然的，假如在另一处分化的生殖細胞最后总是到达垂唇的外胚层內的話。因此，迁移的这两个阶段可以認為是生殖細胞对于最后成熟地位的离心及向心的迁移。也因此，魏斯曼說，在那些生殖細胞形成地位就是成熟地位的种类中，例如那些产生自由生活的水母的种类中，就沒有迁移。在生殖細胞发生在內叶中（例如 *Tubularia*，見魏斯曼 1883, 219 頁）的那些种类中，也沒有迁移，因为生殖細胞就凭生殖体芽胚的生長力而到达了最后的地位（魏斯曼 1883, 270 頁）。但是，一旦生殖細胞的变动超过了第二期（即第三、四、及五期），那么原始生殖細胞的积极迁移就成为是必要的，并且在迁移时，它們穿过中膠层（*Mesolamella*）而到达生殖細胞的形成地位，后来再穿过中膠层一次，这一次是已形成的生殖細胞回到它們原始的成熟地位。不仅如此，甚至于在那种情形下，即生殖細胞形成地位虽有很大变动，但始終在外胚层內（如第六期），生殖細胞在迁移的时候还一定要穿过中膠层两次，第一次进入內胚层，然后又离开內胚层到达与垂唇的外胚层同源的层內。

至于原始生殖細胞究竟是什么，魏斯曼只說它們是一种胚胎細胞，后来形成了生殖細胞。但是，他也承認，原始生殖細胞与其他胚胎細胞之間並沒有形态学上的区别。所以原始生殖細胞在形态学上並沒有它們的特点。那么，究竟是什么使得原始生殖細胞、并且只有原始生殖細胞才能产生生殖細胞呢？魏斯曼对于这一点只是以为是理應如此，因为这是他的两个观察的推論。已經有人說明，这种推論是不合邏輯的，即使前題是正确的話。并且，古德（1907）及哈极脫（1919）的研究，还发现了一些与这前提不相符合的事实。所以，在水螅水母中有这样一种原始的生殖細胞，如同

魏斯曼所想象的那样，完全是猜想的、并且就是在他的原文中也并没有任何事实根据。

作为証明这个假想的原始生殖細胞的迁移，魏斯曼举出了他在 *Podocoryne*, *Hydractinia* 及 *Pachycordyle* 中所发现的事实。在 *Podocoryne* 中，在那尚未含有卵、或仅含有极少个小卵的生殖体幼体内，在外胚层中可以看到某些分开的細胞，比其他的細胞較大，并且帶有一个較大及淡色的核与染色很深的核仁。有时这些細胞可以看到紧貼在中膠层上。在中膠层的另一边，在內胚层內，可以看到类似的細胞（單独的或成群的）；因此这就似乎指出，它們是从外胚层迁移过去的。这些細胞后来发展成为卵細胞。

在 *Hydractinia* 以及 *Podocoryne* 中，这两种动物魏斯曼研究得特別仔細，無論在雄的或是雌的动物中，生殖細胞都不是由于分化了的內胚层細胞所改变形成的。既然內胚层不能形成生殖細胞，但是在这些种类中生殖細胞却又是在內胚层中形成的（至少雌虫是如此），因此它們一定是由外胚层中迁移而来的。在 *Pachycordyle* 中，这种动物的精巢（因为只有雄虫）是在穗肉（*Spadix*）中成熟的（因而在这情形下，成熟地位是在內胚层內，它是上述的一般情况的例外），而与組成精巢相类似的細胞也可以在外胚层中找到。魏斯曼認為这是由外胚层迁移过来的一个强有力的形态学証据。

在这些証据中，第一个（*Podocoryne*）及第三个（*Pachycordyle*）証据都是一样的論証；也就是說，在外胚层內有些細胞，在形狀上很象內胚层中的发育的生殖細胞。但是当我們查看魏斯曼对于 *Podocoryne* 在原图时，我們就可以看到，他所标註为外胚层的細胞（ekt'），并且在图下說明这細胞很象內胚层的发育卵細胞的，实际上与发育卵細胞并无相似之处（魏斯曼1883, 19 图版中第18图），因此把这二者連系起来实在有些过分的强硬。所謂的外胚层細胞很可能就是一个間細胞（*Interstitial cell*）。在魏斯曼

对 *Pachycordyle* 的图中 (魏斯曼 1883, 第六图版中第六图), 显示出一个原始生殖细胞 (ukz)、与内胚层的发育的雄性生殖细胞很相似; 但是在这里, 这个雄性生殖细胞同一般的外胚层细胞也一样的相似。并且, 从他的图上可以显然看出, 他所指的那个细胞仍然是一个间细胞。既然间细胞可以在外胚层、也可以在内胚层 (哈极脱 1919), 因此这种迁移的假说完全是不必需的了。

第二个证据已被证明是由于一个错误的前提。古德 (1907) 及哈极脱 (1909, 1917) 发现了许多情形, 在这些情形下一个内胚层细胞分裂成为了两个细胞, 其中一个成为了生殖细胞, 另一个依旧是表皮细胞。这些事实正是魏斯曼所需要的事实 (引见他的话, 下文), 但是却证明了他的想法是错误的:

“在任何情形下, 卵细胞都不会从已定的内胚层细胞中产生; 事实上, 卵细胞所分化由来的细胞早就处在内胚层细胞之下, 否则内胚层细胞就成为单层的了。假如卵细胞是由内胚层所产生的, 那么它们就必须是从平常的内胚层细胞由分裂而形成; 这样就一定会使得, 朝着原肠腔来说, 远端的一半依然是表皮细胞, 而在基部的一半变成生殖细胞。但是, 并无事实证明有这样的分裂……” (魏斯曼 1883 年 237 页)。

“事情就是这样的, 对于生殖细胞形成地位由外胚层转变到内胚层的解释, 除了上面所假说的以外——即原始生殖细胞由外胚层迁移到内胚层的假说——还没有别的解释。在 *Podocoryne* 中, 雄性生殖细胞的形成地位在今天是在垂唇的外胚层内, 但是雌性生殖细胞的形成地位却在生殖体芽体的内胚层内。当我们认定说, 后者的地位是由前者所变成的; 那么除了这个假说, 我们又如何能解释、内胚层细胞忽然一下子取得了外胚层细胞以前所具有的功能呢。假如在某些种类内、生殖细胞的形成地位是在不一定的地点, 有时在内胚层, 有时在外胚层, 那就又是一回事了。但是这从来不是如此, 在所有上述的资料中, 可以显然看出, 今天的种类中的生殖细胞形成地位是固定在一处的; 并且除了说明只有某些细胞世代具有产生生殖细胞的能力、以及这里有一个严格的遗传定律, 一切都不是偶然的及不定的, 还能说明些什么呢? 并且在这种情况下, 一个生殖体



芽体的內胚层細胞怎样能得到了这个芽体外胚层細胞的遺傳的性能的？一个細胞是由外胚层細胞中产生的，另一个是在中膠层另一面的內胚层細胞中产生的，在这两个細胞之間，有一系列的細胞世代；它們只是在水螅体干的根部相連接；換句話說，只有在水螅体及整个群体形成的卵裂过程中相連接。所以內胚层細胞忽然地分化成为生殖細胞（如同外胚层細胞以前分化那样），这是怎样并且通过怎样方式才可能的呢？就是我們認為这是不可能，也不是过分其詞。当生殖体芽体的某些內胚层細胞产生了分化出生殖細胞的能力时，这个結論——即它們是从外胚层迁移而来的——是无法拒絕的，不論它是否为观察所証实与否”（魏斯曼 1883 年，288 頁）。

在上一节引文中，我們可以看到，迁移假說的根据就是假定的原始生殖細胞是由外胚层起源的，而这个假定又是建立在当时的原始的发育重演学說的；这种发育重演学說今天已經大大地改变了（德彼耳 De Beer 1940）。但是，魏斯曼就恰恰是根据了这种絕對的重演学說来奠定起原始生殖細胞的迁移学說，并且他十分固执地坚持这一說法，以致于他似乎不顧顧及事实地为它辯护。他对于 *Coryne* 的生殖細胞起源的解釋（魏斯曼 1883, 238 頁）就可以作为一个例子來說明；为了符合这个成見，他竟可以把幻想推到如此远离事实的地步。在这一种水螅綱动物中，生殖細胞是从內叶产生的，这一点魏斯曼自己观察到。与一般水螅綱动物的內叶不同，这一属中的內叶是由內胚层形成的，而不是外胚层。这一点魏斯曼自己也承認。但是，他却說 *Coryne* 的內胚层的內叶一定是由系統发育上早前的外胚层的內叶所演变而来的，因为 *Syncoryne* 是 *Coryne* 最近緣的种，而 *Syncoryne* 是有平常的外胚层的內叶的。魏斯曼对于內胚层內叶的形成的解釋是：在这情形下，不仅是原始生殖細胞、并且所有組成內叶的細胞，都一齐从外胚层中分离出来，而进入到內胚层內，然后在內胚层內形成了一个象真正外胚层內叶那样的內叶（魏斯曼 1883 年，238 頁）。

生殖細胞迁移以及生殖細胞形成地位的初步分离这两个成

見，一直存在了五十多年，大大地影响了以后工作者的見解及解釋。例如，最近杜邦 (Dupont 1942) 描述了 *Tubularia* 筒水螅的生殖細胞的起源如下：內叶是由外胚层起源的，但是陷入而落在內表皮之上，形成了一个外胚层的內傘体 (Subumbrellar mass)。生殖細胞也是由外胚层起源的，但是与內叶的起源无关，它是由間細胞由于一种突然而极快的运动滑过中膠层而到达內胚层，然后散在內胚层的基部。然后它們又离开內胚层而集中在內叶的內傘层下面，但是并不穿透过去。在我們看来，这是一个十分錯誤的叙述，显然是由于魏斯曼的成見所引起的；这与我們所观察及描述的同一种水螅綱动物的經過过程 (更簡單)，没有一点相同之处 (刘与貝列尔, 1948)。

魏斯曼本人繼續又說：“共肉的某一生殖細胞只迁移到一个已定的生殖体上”，似乎每一个生殖細胞是一个独立的生物，它“追求着一定的目的”，并且表現有“历史的記憶” (魏斯曼 1883 年, 290 頁)。但是，他又自相矛盾地說，水螅体的生殖細胞是在生活史的晚期才产生的，并且是平常的年幼組織細胞的产物；在任何情形下都沒有在胚胎早期为了这一目的而把特殊的細胞先行分出 (魏斯曼, 1883 年, 279 頁)。魏斯曼自己也反对諾斯鮑姆的学說 (1880)，諾斯鮑姆是主張，生殖細胞在极早时期，也即任何組織分化都沒有开始之前，就已經从其他細胞分开；但是魏斯曼的十分热心的跟隨者却对于这个看法加以辯护。

魏斯曼反对諾斯鮑姆的学說，只有使得这个問題更为混乱。因为基本上他与諾斯鮑姆是相信着同一个原理的：即“性細胞”与“体細胞”之間有基本上的区别。他們两人的看法之不同，只是对于“性細胞”出現的时间問題。諾斯鮑姆主張在早期就分开，因此生殖細胞与胚层完全无关，而魏斯曼却主張“性細胞”可能与体質混合一个較長的时期，然后再由胚层中分出。既然，按照魏斯曼的看法，“性細胞”可以与体細胞混合共处，因此他的学說比諾斯鮑姆

的說法就比較上不易攻击。至于为什么“性細胞”可以与体細胞混合共处許多細胞世代,魏斯曼以为,这样是有好处的,能帮助由受精卵所形成的个体的繁殖能力(意思即一个性細胞經過几次分裂后增加数目)。在有世代交替的动物中,这种好处更为显著,因为这样才能使由一个卵中产生出来許多个体。

这就是魏斯曼对于水螈綱动物的生殖細胞的研究的大概情况。从我們的分析可以看出,他过分地依賴了发育重演学說,而事实又太少,不足以論証他的結論。一个假說接着另一个假說,而生殖細胞形成地位的迁移学說就是建立在这些假說之上的;反过来,生殖細胞形成地位的迁移学說又成为了他以后工作中的理論的主要根据(魏斯曼, 1892 年, 189 頁)。

虽然,体質与种質之間有根本的区别这一点主要是魏斯曼的概念,但是由体質与种質的分別、进而到这两种組織在发育极早期就真正分开,都是主要由于諾斯鮑姆,以及由于在蛔虫中发现了生殖細胞确是早期分出的惊奇事实(鮑凡里 Boveri, 1899)。許多同样的情形,虽然不是象这样的絕端显著,也有人发现了;但是比起那些沒有这样分离情形的动物的数目还是少得多。但是,由于魏斯曼及諾斯鮑姆的权威的影响,使得許多后来的工作者認為那些他們不能看到的事实是实际存在的;并且产生了许多爭論、关于所謂原始生殖細胞究竟是那些、以及在发育早期(在生殖細胞尚不能完全肯定的时期)有沒有生殖細胞的路綫(即种質延傳路綫)。常常还产生了两种誤解:(1)由于理論上必須如此,某一細胞就被認為一定是生殖細胞,虽然組織学的事实是相反的或是有疑問的;(2)在某些生物以无性生殖方式产生一系列的无性的、性不成熟的以及最后到性成熟的个体时,就必須假定生殖細胞由一代迁移到下一代,并且每次迁移中变得逐漸成熟起来。

例如,在很多情形下,水螈綱动物的生殖細胞曾被追溯到間細胞(华尔福特 Wülfert, 1902; 哈姆 Harm, 1902; 唐宁 Downing,



1905; 勃萊安 Brien, 1942)。但是假如把間細胞与原始生殖細胞認為一物, 那么关于种質延傳路綫的問題、或是关于原始生殖細胞的性質問題, 就无法进行討論了。既然一个間細胞能够产生許多种型的細胞 (除了生殖細胞之外), 那么究竟間細胞是不是原始生殖細胞, 就十分可疑了。把某些間細胞認為是原始生殖細胞, 已經有人証明是主觀的及沒有根据的 (滑求 Wager, 1909; 坦路叟 Tannreuther, 1909), 虽然最近勃萊安 (1942) 却报告在 *Clava* 的情形下可以認出原始生殖細胞及其迁移。事实上, 間細胞以及它們在水螅綱动物中的意义這個問題, 还需要詳細的研究, 并且毫无疑问地, 它們的作用是大大地被估計过高了。

另一种誤解可以用毕松 (Pizon, 1893) 的一本关于 *Botryllus* 的胚胎发育專冊作为一个很好的例子來說明。在早期出芽生殖的世代中, 是看不見生殖腺的; 在晚期时, 可以看到小的未成熟的卵, 而在成为大群体时, 芽体上就帶有生長的卵并且最后成熟为越冬卵。“相信就是看見”, 既然魏斯曼及諾斯鮑姆的权威主張有种質延傳路綫, 因此作者就認為生殖細胞在卵虫体 (Oozoid) 中就已存在, 但是不能認出, 而这些生殖細胞由一代轉到下一代, 一直傳到它們成为可辨識时、并且最后成熟。这是一个完全錯誤的叙述; 因为每一个芽体都产生它自己的生殖腺, 而产生出来的大小程度是决定于芽体本身的大小的 (貝列尔, 1941)。

事实上, 种質延傳路綫变成了一个使許多工作者不正面看事实的形态学概念了, 使他們不正面地研究发育中的生殖腺所表现出来的組織分化及誘导的基本問題。对于那些教条主义的曲解者, 明明是十分簡單而显然的事实, 反給变成了不必要地模糊了。

那么, 种質学說是不是應該取消呢? 在絕大程度上, 这是一个定义的問題。應該記得, 这个概念是在那时候发展形成的, 那时候的生物学只把卵細胞考虑为下一代新有机体的来源, 同时那时候也还没有現代遺傳学对于核的構造的了解。大部分 (假如不是全

部)的爭論都来自把生殖細胞認為是遺傳性的荷帶者,因而种質通过連續世代的連續性才有其意义。現在这个連續性已經不再有了重要性了,并且把这重点略为轉移一下就可以使我們不必要討論这整个問題。

这个改变在观点方面來說是双重的。生殖細胞,特別是卵細胞,是高度分化的,并且在某些程度上是特化的細胞、專門为了发育的生理或机能而形成的;它們并不是遺傳性的荷帶者,虽然它們可以被这样利用。把生殖細胞脫离开体質的总体而作为一个神圣的东西来看,就並沒有意义。另一方面,沒有分化的細胞(它們的后代可以变成卵細胞或刺絲細胞——如水螅綱动物;或变成神經細胞或精虫——如海鞘)的意义,却大大地加强了。在无脊椎动物以及低等脊椎动物中,組織及細胞的特化还没有极端化,在組織內依然含有这些未分化的細胞,如表皮組織內;几十年来的再生作用的試驗显示出,这些細胞还是全能的(Totipotent),它們还具有产生出任何分化組織細胞(包括生殖腺)的潜能。換句話說,种質——假如我們需要这个名詞的話——可以說是任何一个或几个还没有分化到一定程度的細胞,或是具有完整的及未改变的細胞核組成、及構造上或化学上未特化的細胞質,以致它們的潛力尚未受限制的細胞。这种細胞可以是大而高度形成的,如水螅綱动物的內胚层細胞;或是小而极少发育的,如环节动物的隔膜細胞(Septal cell)。在植物界中,它們成为更显著的形式;植物所有的綠色細胞(帶有纖維素細胞壁、大的液泡及复杂的叶綠体),在一定情況下,都能产生出一个整个植物来。因此,在植物學內,談起生殖細胞形成地位、种質延續路綫、种質等等,听上去就好像是过去的、已經遺忘了的事,这是毫不足奇的。

我們現在引証最近出版的一篇关于水螅綱动物生殖細胞的起源的論文(勃萊安, 1943)来結束这篇討論,勃萊安在他論文的結論中說:“种質变为体質的进化是可逆的。并且所謂种質的延續綫

也是不連續的……在多細胞动物中，並沒有这样区分的二元性。多細胞生物乃是一个整体——無論是在功能上或是構造上。”所以，假如一定还要保留“种質”这个名詞的話，那么只能作为一个純粹的抽象，在哲学上有用，但是在其他方面反会引起混乱的。我們的意見是，最好整个地取消这个名詞，省得繼續下去而鼓励了誤用。

## 結 論

总起来說，魏斯曼无疑地对于他当时的主要問題有更深入的看法，因而大胆地反对拉馬克的原則及达尔文的泛生論，并且促使遺傳学的研究更紧密地与細胞学的研究配合起来。由于魏斯曼着重指出遺傳乃是一个先定的生殖細胞的延傳，而不是整个亲本身体的延傳，他为十几年后的遺傳学的兴起打开了道路。但是，他把“种質”与“体質”这样的区分，是区别得过甚，并且在我們看来，这也是錯誤的。这种区分乃是由于魏斯曼相信了細胞核的分裂乃是卵发育的主要决定因素的推論所得的結果。

大多数的胚胎学家現在都相信，基本上來講，每一个細胞都是全能的，并且包含有这一种生物的全部遺傳性征；这种潛力的受到限制乃是由于后来的抑制条件。虽然生物延傳的路綫还是由合子到合子，但是在每一代中它們之間是为一串長（或一短串）的体細胞所間断。种質只能說是这一种生物中的未分化的細胞，而雌性生殖細胞只是一个例，虽然这个細胞是主要的担任延傳的作用。在認識細胞在遺傳中的意义，种質这个概念在哲学上是重要的，但是魏斯曼，尤其是他的繼承者，把这个抽象的概念与形态学上的生殖細胞混为一談，因而造成了許多不必要的困难。但是我們主要的批評还是：魏斯曼直觉地或是凭各种假設而推論得到的概念，使他在研究水螅綱动物时看不清楚，而看到了那些看得見及看不見的生殖細胞的并不存在的迁移。所以無論他的学說的真正价值如



何, 这个学說并不能建立在他的那篇研究上, 即一般認為应归功于“水螈綱动物生殖細胞的研究”。

### 参 考 文 献

- [1] Berrill, N. J. (1941) Size and morphogenesis in the bud of *Botryllus* Biol. Bull., 80:185—193.
- [2] Brien, P. (1942) Études sur deux hydroides gymnoblastiques, *Cladonema radiatum* (Duj) et *Clava Squamata* (O. F. Müller). Mem. Acad. Roy. Belg., 20:1—116.
- [3] Brien, P. (1943) Études de la regeneration et de la renovation de l'appareil Sexuel Chez les Hydroides (*Clava Squamata* O. F. Müller) Arch. Biol., 54:409—475.
- [4] Boveri, T. (1899) Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala* mit besonderer Rücksicht auf die Kern ver thältnisse. Festsch Kupffer., Jena.
- [5] De Beer, G. R. (1940) Embryos and ancestors. Oxford Univ. Press, London.
- [6] Downing, E. R. (1905) The spermatogenesis of *Hydra* Zool. Jahrb., Abt. Anat. 21:379—426.
- [7] Du Pont, M. (1942) Origin des Cellules germinales et formation du gonophore chez les Tubulaires. Arch. Biol., 53:493—511.
- [8] Everett, N. B. (1945) The present status of the germ cell problem in vertebrates. Biol. Rev., 20:45—55.
- [9] Goette A. (1907) Vergleichende Entwicklung sgesichte der Geschlecht-sindviden der Hydropolypen. Z. wiss. Zool., 87:1—335.
- [10] Hargitt, G. T. (1909) Maturation, fertilization and segmentation of *Pennaria tiarella* and of *Tubularia crocea*. Bull. Mus. comp. Anat. Harvard, 53:161—212.
- [11] Hargitt, G. T. (1919) Germ cells of coelenterates. II. General consideration, discussion, conclusion. J. Morph., 33:1—59.
- [12] Hargitt, G. T. (1926) The formation of the sex glands and germ cells of mammals. J. Morph., 42:253—294.
- [13] Harm, K. (1909) Die Entwicklungsgeschichte von *Clava squamata*.

- Z. wiss. Zool., 73:115—165.
- [14] Liu, C. K. and N. J. Berrill, (1948) Gonophore formation and germ cell origin in Tubularia. J. Morph.,
- [15] Nussbaum, M. (1880) Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. mikr. Anat., 18:1—121.
- [16] Pizon, A. (1893) Histoire de la blastogenese chez les Botryllides. Ann. Sci. Nat., (7) Zool., 14:1—386.
- [17] Simkins, C. S. (1923) On the origin and migration of the so-called primordial germ cells in the mouse and the rat. Acta. Zool., 4:241—284.
- [18] Tannreuther, G. W. (1909) Observations on the germ cells of Hydra. Biol. Bull., 16:205—209.
- [19] Wager, H. E. (1909) The oogenesis and early development of Hydra. Biol. Bull., 18:1—38.
- [20] Weismann, A. (1883) Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydro-medusen. Gustav Fischer, Jena.
- [21] Weismann, A. (1892) The germ plasm. English translation by W. N. Parker and H. Rönnefeldt. Scribners, New York.
- [22] Wülfert, J. (1902) Die Embryo nalentwicklung von Gonothyraea loveni. Z. wiss. Zool., 71:296—327.

[譯自“生物学季評” (Quarterly Review of Biology)  
1948. Vol. 23, (2):124—132]

# 进化的方式\*

C. G. 辛普孫 (Simpson)

(美国哥倫比亞大学生物学教授)

进化乃是一个十分复杂的、同时又是一个完整的过程。当我们把其中的一个过程、一个因素来考虑，而没有考虑到整体，那么我们就破坏了这个整个的过程。对于进化論的某些大的爭論实际上只不过是，不同的学說各持一个因素的爭論而已；实际上主要問題應該是研究这两个因素之間的关系。当然分析还是必要的。这个綜合体不加以个別的分析与研究，是不能了解的。只是要記得，分析确是把这个被分析研究的东西破坏了。因此主要的是，在分析同时也必須綜合，也就是各部分間原来的关系也必須同时来考虑。

对于进化的研究，已經有了許多分析与綜合。現在主要要做的事就是說明生命的历史究竟是怎样的。当然現在还不可能全部加以說明，还需要分析研究。但是，現在却是可以作另一种分析，并且把进化的方式比較大胆地綜合地提出来。

自然間的生命的历史乃是一个長系列的有机体的个体发育的連續，所有的个体发育都是接連起来的，也就是每一个个体发育是从一个或两个亲本延續下来而产生的。这就是客觀的进化型式，

---

\* 由于这是“进化的主要面貌”(Major Features of Evolution)一書中的結論一章，語气中就有前后呼应之处，在把这一章单独譯出时，因此就需要在这些語句方面作了些更改。在必須补充时，加以补充；把有些引指其他章节的句子部分地刪去。并且为了使讀者易于明瞭起見，把一部分名詞加以註釋(文后)——譯者註。



所謂客觀、并不是指这个型式現在還存在着、而我們能够看到（不幸的是，我們并不能看到），而是指这个型式乃是我們已經証实、是長时期来生命的真正的及物質的体现。个体发育的連續就是系統发育，因而系統发育就有一个物質的基础，这个基础就是生物体的延傳及个体发育的延傳。假如我們更仔細地来研究这个进化型式时，我們就可以看到，它还包括有这延傳过程中的生物的改变，以及这些改变发生的速率。假如我們要研究这些改变是如何发生的、如何傳下去的，以及如何在改变，那么我們就会发现，我們是真正在研究生命中的每一因素以及影响生命的每一因素了。

因此，系統发育的型式就把进化这一个复杂而完整的現象的一切都会合在一起。它也可以首先作为是簡單的生物延傳过程来考虑。但是無論是从个体的这个阶层，或更广泛的阶层来考虑，整个的系統发育的繁乱情况总是可以化为三个簡單的过程（或事情）。我們也可以說，系統发育的方式中只有三个部分，生物的延傳路綫可以結合、分开、或繼續下去。在个体这一阶层来研究（也就是在系統发育的基层来研究），那么个体在有性生殖时候結合，在产生子代时候分开，并且通过产生子代来繼續。較高一层就是种群，在种群內个体的結合、分开与繼續过程在長时期內形成了一个網狀的形式。在一个分成許多种群的种內，这些种群本身又都結合、分开而成为一个網，这个網也是一条綫，而許多这些綫形成了更大的網的形式；这种形式整个地說来是十分复杂的，但是从它所包含的因素來說却是比較簡單。这些綫，也称为种系綫<sup>(1)</sup> (Phyletic lineage)，它們只有分开与繼續，不做其他。有些开始要成为种系綫的种群，可能还有些个体与其他的結合，或甚至于这个种群同別的种群結合；但是一旦到达了最后阶层，即成为了种系綫之后（情形稍为复杂些），就不再与別的种系綫結合了。上面所述的情况，在第一图中用图解方式表示出来。

既然我們是討論进化的方式，因此系統发育中的結合并不重

要,因为它们只不过是进化机制中的一部分,并且在达到某一个阶层时,結合就不再发生了。在进化的方式中,主要要考虑的乃是这些种系綫的进化方式,而它们的因素只是分开与繼續而已。为了对种系綫分开这一过程的名称(一般称为种化 Speciation)<sup>(3)</sup>有更正确的了解,我們把系統发育中种系綫分开这一因素称之为“分裂”(Splitting)<sup>(4)</sup>。下面討論时就用这一名称。

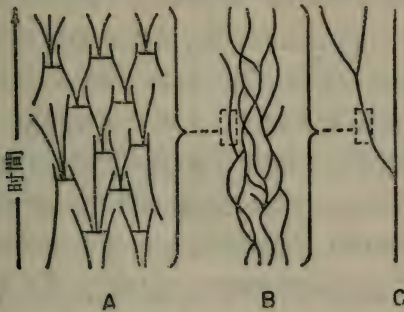


图 1 系統发育方式的图解

- A. 个体延續的简化示意图,其中向上的綫是个体发育,横綫为有性生殖;
- B. 一个种的延續的简化示意图,每一条綫是一个区小群<sup>(2)</sup>或地方性的亞群,每一个区小群或地方性亞群中包括有一个象 A 图那样的演变方式;
- C. 种系綫的延續的示意图,每一条綫代表一个种系綫,每一个种系綫内包括有一个象 B 图那样的演变方式。

当然,分裂或是繼續这一事实本身并没有意义,除非是同时也考虑其中所包含的改变以及改变时的环境。在种系綫的繼續中,有两个特殊情形很有意义:(1)沒有改变发生,因而种系綫就这样地繼續下去;(2)根本的或突然的改变发生。前一情形即为停頓进化(Arrested evolution)<sup>(5)</sup>。后一情形乃是“量子进化”(Quantum evolution)<sup>(6)</sup>,即突然进化。在这两种特殊情形之間的种系綫繼續,既不是完全不变,也不是突然改变,我們就称之为“漸进进化”(Phyletic evolution)<sup>(7)</sup>。

## 分 裂

以前在討論中，一般都把分裂称为“种化”。这可以引起很多誤解。各人的用法的含意不同，并且一般人把“种化”这一个名詞了解为以下一个或二个过程：(1)在两个种群（或許多种群之間）之間的隔离的起源（由于某些阻碍了相互交配的原因）；(2)新性征的起源，以及新性征在种群內或种群之中的分布及分化（这一过程远在生殖隔离<sup>(8)</sup>之前就已开始，而到生殖隔离之后还繼續下去）。这个名詞的双重用法及含意，馬耶（Mayr 1942）早已指出过。实验生物学家及分类学家一直是十分重视这两个过程；当然这两个过程是十分重要的，甚至于許多人認為进化就是簡單的积累性的种化过程。实际上，把种化过程認為是种的起源，尤其是发生种（Genetical species）<sup>(9)</sup>的起源，这种想法更为明确些。在这基础上，种化过程就是在种群內的分化过程、以及以前为同一种的种群之間的生殖隔离的起始。以后的分支，严格地講来，就不是种化过程，而是种系进化<sup>(10)</sup>的另一方面。当然，种系进化也是由种群內部分化开始，因此与种化过程不能絕對地划清。这只不过再一次說明了，我們必須分析研究整体，而其中的因素并不能絕對地分开的。

种化过程乃是种系綫分裂的基本机制，虽然它并不一定、或并不常常产生出分离的、显著不同而分歧的种系綫。

这个过程在最低的一个阶层开始，即从个体間的差异开始；而个体間的差异、在多数的地方性的种群內、常常是很小的，并且在每一世代中都有波动。在一个分散开的种群中，最小的單位，即区小群（Deme）<sup>(2)</sup>，彼此之間差別很小、并且是暫時性的，因此几乎不必要在分类学上去区别它們或給以名称。但是，也就是这些差別、产生了以后更明显的及更持久的差別（一般所称为的亞种的差別）。一个区小群可以簡單地变成更显著，数量增多，而达到亞种



的阶段；但是这不是平常发生的步骤。区小群并不是演化成为亚种的自然单位，而亚种也不是演化成为种的自然单位。这些单位依然还在一个发生的连续体<sup>(11)</sup>内，而一个亚种在正常情形下是由于区小群之间的遗传因素的有限制的交换、以致于一些区小群变成了具有一定的生活面<sup>(12)</sup>、在自然界中能适应，相当的固定并与其他区小群有所区分（可以作为分类鉴别之用）。

种显然常是由亚种中产生的，但是很少亚种变成种；并且一般说来，种不是严格地由一个亚种所产生的。亚种以性质而论还不是固定的。就是没有这种差别的话，它们可以由于与其他亚种的混合而消失，或是与整个这一种的种群混合而消失。在这种改变性的混合中，一个种可以由两个或更多的亚种中产生，并且两个或更多的种可以从一个亚种中分出，或是两个或更多的种可以由一个没有亚种的种中分出。这些情形造成了分裂，但是这种分裂还是在进化路线的网状部分内发生的，也就是在当结合还是一个因素的时候，而只有到了最后阶段才成为决定性的分裂。

大多数种或亚种的分化支<sup>(13)</sup>（普通一般都包括在种化这个名词内）就是在一个适应区<sup>(14)</sup>内分别占了許多亚区，或是用生态学的名词来说，在一个生活区（Biotope）内分别占了生态龕（niche），或是用S. 拉艾特（S. Wright）的术语，在一个选择景区内（Selection landscape）分别占了邻近的小峯。这里包括两个过程，虽然这两个过程并不能清楚地区分，而是相互地包含的。一个过程是；一个适应比较广泛的种群分化为暂时的（亚种）或永久性的（种）的种群，每一个分出的种群变成更为狭窄的、只能适应原来的适应范围（图2A）的一部分。另一个过程是：一个原来的种群分散开来，这个原来的种群可能具有宽广的或窄狭的适应，分出的种群分散到許多邻近的适应亚区，在每一亚区中形成暂时性的或永久性的种群（图2B）。

在这些情形下，进化的方向常是在改变而不定的，甚至是地方

性适应的种群也是如此。并且,除非是到了种的决定性分裂发生之后,它們还可以很容易及很快地变回到原来的状态。整个这事情、大部分(甚至于可以說是完全地)决定于原来的种群中已存在的变异。这些进化的材料(即变异)的分离,比它們的逐渐变化更常发生。

这就是实验生物学家及现代生物分类学家<sup>(15)</sup>平常所研究的种化过程。常常产生这种问题,究竟种是不是在变成更高的范畴(即属、科)呢,究竟在或多或少有一定方向的逐渐改变过程中有没有种化过程呢?在讨论中,有些是由于名词的含义的混乱而引起的;但是除了这一点之外,这些问题是确切的、并且是可以回答的,种化过程的这种特殊的、经常的情况,很少造成显著的进步。或是很少造成高于属这一范畴。在形式上的意义来看,它們确是常常

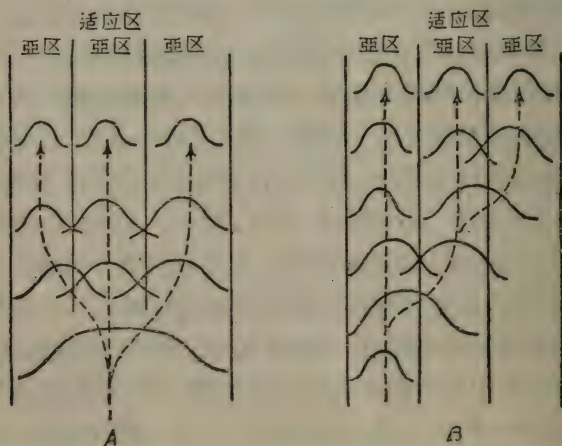


图2 种化过程的两种方式

A. 一种广泛分布的种群分化为更特化。而适应地方的小种群; B. 一个地方性的种群分散到邻近的亚区中去,在每一亚区中,其后代成为特殊适应于当地的情况。曲线代表每一种群中的变异。

产生属；这就是当一个原来的种分化为许多相类似的、但是更专业化而专业化分向不同的后代时，分类学家就把这一群后代的种总称之为属。当在这过程中种化已完成的时候，在字面的意义上，可以说已经有了决定性的分裂；但是这还不是种系线的分裂，而种系线的分裂在更广大的进化型式中更有意义。

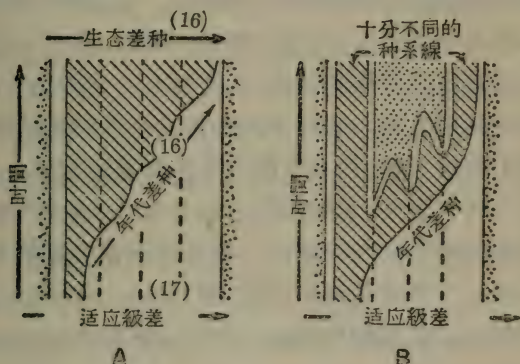


图3 种系线的决定性分裂的一个过程，以及它与种化过程某一方式的关系

A. 适应级差的渐进性种化扩延；B. 同一情形，但中间的不稳定性的种群消亡。在A与B中，种群是在适应区内用斜线表现的一部分。无论A的亚区种群变成种、亚种或连续种群的种差 (Cline) <sup>(16)</sup>，这两张图的比较还是一样的。本图中的A也可以与图2的B相比较。

更广大的、更显著的分裂一般并不是种化过程的结果，但是是种化过程的一个特殊的或有条件的情况。当适应亚区的连续地位具有一个或多或少相同的适应趋势，那么我们就可以看到其中的相互交叉。假如这个趋势是分级的，那么就成为一个生态差种 (Ecocline) <sup>(16)</sup> (至少起初如此)，正如同在种群改变的时间关系上的年代差种 (Chronocline) <sup>(16)</sup> 一样。后一情况可能是同样的多，或更为经常，致使这种改变成为阶梯性的；但是对于目前我们的讨论并没有影响。总而言之，其结果就是形成一个种群，这个种群与



原来的种群在适应性上大为不同，而其差别不只是原来种群或多或少地改变而适应于地方的或特殊的情形而已。

这样分歧出来的种群可以到达一个极限，然后越过这极限进入到一个与原来地区不接連的地区内；或是沿着这种差之間的种群（即中間的阶梯）可以灭亡，因为它们的情况比起原来种群的情况、或是进化分支最甚的种群都不够穩定。在任何一种情形下，其結果就是分化成为了两支不相接連的种系綫，具有不同的适应型（图3）。在定义上这才是种系分裂，并且在一定的方式上，它在进化过程中是最有意义的。它并不是种化的必然結果或經常結果，但是却基础于种化过程，并且在沒有种化过程时它不会发生，除去了不同的适应环境之外；它的因素与过程与“平常的”种化是完全一样的。在原来地区之外的进化，常常有所謂先期适应現象<sup>(18)</sup>；但是这并不是一个特殊的进化因素，而只是一个后来加上的、关于适应特征的标志，这些特征是由于它們后来所来到地区的适应情况才具有意义。

种系在进化上的分裂，包括那些产生更高范疇一直到最高范疇的分裂，都是基础于种化过程而发生的。这个結論，从所有現在的遺傳学及分类学的事实中，已証明是最为可能的。在古生物学上的事証中，不能說完全沒有例外的可能，但是在个别事証中，却特別証实了上述結論，并且在这些事証的記錄中，还没有东西需要加以例外。

### 渐进进化 (Phyletic evolution)

在本文中，我們一直強調进化过程中分歧与渐进这两者之不同。这个区别就在于进化方式(evolutionary mode)或进化型式的因素也有两种：即分裂与渐进进化。在极端的情况下，这两种方式可以完全不同。当一个原来的种分裂成为二个或多个的后代种（通过已存在的变异的分离的方法），这时候渐进进化完全不起作

用；但是当一個种群在逐漸地积累改变，那么这时候也沒有分裂。但是，另一些情形中显示出，这个区分也不是絕對的，因此我們还是看到一个整体的两个交互联系的部分。在分裂中，主要的部分就是：在二个或多个小群中所产生的差异使它們彼此分离了。对于这些小群的每一个來說，这些性征（包括区别性的性征），还是由一系列亲代傳子代的过程中逐漸产生的，因此这就是漸进进化。另一方面，漸进进化很少会長期地繼續下去而不发生分裂的（即种群之中发生种化过程），并且一个最長的、最大的漸进改变的主綫可以有时变成为分裂的一支、有时变为分裂的另一支。但是，終究分裂与漸进进化是进化型式中的不同的因素，因此可以分开来研究。

漸进进化可以包括随机的、波动的、可逆性的改变，这些改变是在种群內部在进化材料（变异）产生的个体上发生的。但是，它的典型情况是比較广寬的，包括地質年代那样長的时代以及許多十分不同的种系。在这个尺度上來說，漸进进化的一般特征乃是逐漸的、但是主要不是随机的改变。應該指出，所謂漸进乃是指积累性的，并且也是有一定方向的。漸进进化的特征也就是积累性的，并且具有持久的方向，因此显然不是随机的，并且显然也永远是具有适应性的。

漸进进化对于古生物学家特別明显，并且古生物学記錄中最丰富的例証都說明了这一种进化方式，比說明任何其他进化方式更清楚。在很多書內都已有討論，因此不需要在这里再重复叙述。

漸进进化是进化型式中的一个主要因素，它的特点就是在原来的种群中以及在子代的种群中連續地維持着适应性。这种維持也有不同的情况，并且可以以不同的方式发生，如下：

（1）合适的适应，因此需要很少、或根本不需要机体的逐漸改变来适应这样一个相对穩定的环境：这就形成了停頓进化（Arrested evolution）。

(2) 逐漸的、或多或少長期繼續及积累的改變, 这种改變是對於同樣在逐漸改變的環境 (包括种群本身的改變): 这就形成了系列 (trend) <sup>(19)</sup>。

(3) 短時間內、對於偶然性的、或不再發生的環境改變的適應: 这就是不定的及偶然的改變。

(4) 短時間內、但是相當快的由原來的適應區改變到了另一恰好可以進入的地區: 在某些情形下这就需要對於這樣劇烈的環境改變維持適應: 这就是“量子進化”。

顯然, 上述的並不是四種不同的或互相區分的進化形式。它們都是適應性的維持, 只是在不同的情況之下而已; 並且這些情況也不只是四種或這四種的配合, 而是一個連續等級度的不同部分。停頓進化與一個極慢的系列就不易區分, 一個短期的系列與一個不定性的、偶然的改變也不易區分, 而一個比較快及突然的偶然改變與“量子進化”也不易區分。

用這樣的等級度來衡量, 那麼絕大部分已知的關於進化的證據都是屬於 (2) 及 (3) 類之間。這是一個相當正確的估計, 因為漸進進化都是在這些在長時間的範圍內及許多種系之間發生的。在這等級度的一端, 如 (1), 在很多情形下, 也有很好的例證; 但是它們的為數較少, 並且在整個生命的历史中並不占有重要的地位; 雖然, 它們也使我们了解了一些有廣泛作用的因素。在這等級度的另一端, 如 (4), 它在整個進化過程中有極重要的作用; 雖然它們比 (2) 及 (3) 都少, 但是它們也有很好的例證。

由於 (2) 及 (3) 這些情形既是最普遍, 並且一般也是記錄最完整的, 因此大部分的古生物學對於進化過程中所發生的典型情況的結論, 都是根據這個等級度的 (2) 與 (3) 這兩類的事實的。直生論的錯誤結論就是一個例子, 它就是根據古生物學內屬於第 (2) 類的漸進進化的事實為根據, 而不去考慮其他的情況。關於進化的速度及進化速度的頻率分布的結論, 主要也是根據 (2) 及 (3) 這



两类的事証的,但是,我們認為这是合理的及真实的,因为它是对于最常发生情况的統計結論,并且对于較少发生的情况也估計在內。渐进进化的現象曾經引起一些研究者之間的誤解,它也曾引起分类学理論及操作中的困难及复杂化。假如只考虑一个种系,并且假如这个种系是如此的改变、以致使后代的种群与原来的种群十分不同、如同同时存在的两个相近种之間的不同,那么我們常是說,一个种产生了另一个种。这就是渐进进化的主要方面,在整个进化过程內,它至少与由一个种分裂为两个种的过程一样的重要。这两个过程都能产生新种,但是它們是完全不同的;并且只有由一种分裂为两种的过程可以真正称为种化。

在許多可以引用的例証中,我們可以用脫利凡森 (Trevisan, 1949) 所总结的欧洲古代象的进化为例,在 *Elephas planifrons*-*E. meridionalis* 的种系內,有一个相当快的、关于臼牙構造的漸变,这个結構可以用牙片指数 (Lamellar index, 即每十厘米的牙長中有几个齿釉片的数目) 來說明,它的改变是由 4.5 到 5.5。正如我們所預期的,这个改变就是在不同种群中的范众数 (Mode) 的改变 (图 4)。整个过程乃是一个进化中的种,一个在进化中成

按典型分类的种 :

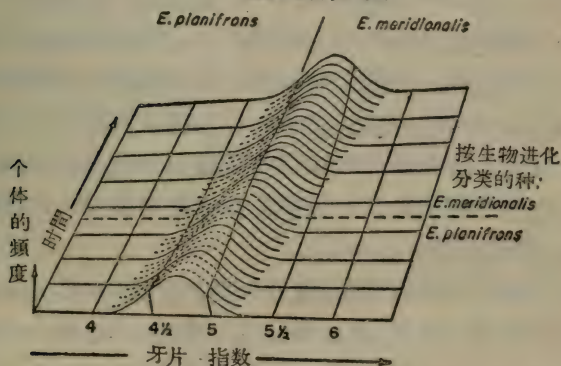


图 4 欧洲两种化石古象的变移的种系(說明見本文內容)

引自 Trevisan, 1949。略加修改

为一个單位的种系,并且在任何时期,無論用形态学、遺傳学、現代生物分类学的定义來說,都是一个种。但是,早期的这些象与晚期的象如此的不同,正如不同的种一样;并且假如要用分类学的话,它們一定要区分开来。

早期用典型分类<sup>(20)</sup>的方法(即將生物与典型比較来分类,这里就是用奧斯本 Osborn, 1942 对古代象的分类典型)解决这个问题时,就是把标本与 *planifrons* 的典型比較,凡是牙片指数近乎 4.5 的,都属于这一种;而把与 *meridionalis* 典型比較时牙片指数近乎 5.5 的,都放入为 *meridionalis* 这一种。这样一来,就使我們看来似乎这两种在改变过程中一直同时存在着,而 *planifrons* 逐漸变少, *meridionalis* 逐漸变多。这是对真相大大錯誤的說明,因为实际上在整个过程中只有一个能相互杂交的种群,而这些所謂的“种”并无任何生物学的意义。

在新的分类学中,分类是以整个种群,而不是以个体来分类,因此就無所謂典型;它对这个問題的解决、就是在种群內牙片指数的范众数为 5 的地方划一条綫。在这条綫之前的时期內,种群是 *E. planifrons*; 在这时期之后就是 *E. meridionalis*。必須承認,这个方法同上一方法一样是人为的——都是把一个連續体人为地区分为种——但是这个方法有它的好处,它所分的种是具有生物学的及进化的意义的。在同一时期內,彼此能相互杂交的种群的全部个体,算成一个种;种是人为的、但是却是客观存在的种系进化中的一个片段。并且这样的处理方法也更为有用,因为它可以使我們把古生物学的資料作出按照詳細地层的区分,而用典型的分类方法却不能有此好处。

关于分类这一技术問題,是值得在此一提的;但是这里的重点就是必須認識这一事实:渐进进化是一个連續体。当一个类群以渐进进化产生了另一类群,或是一个种以这方式产生另一个种,或是一个属以这方式产生另一个属等,那么这两个类群、两个种或两个

属之間的关系，和实验生物学家及现代生物分类学家所研究及解释的两个种之間的差别完全不同。在后一情形下，两个种是同时存在的、在血緣上是彼此隔离的类群；它們是不同的种系綫。而在渐进进化中的連續性的分类單位，乃是一个种系的不同片段，是一个較大的、連續的、相互渐差的类群中的不同片段。它們是完全不同的两件事，虽然目前用着同样的分类名詞。这种情形对于許多其他的理論性及实际問題也都有关系（見辛普森 1951b），这里就不討論了。

### 量子进化

对于某一特殊类型的进化过程，用“量子”这一个名詞的意义，就是为了着重地指出，这里所发生的乃是一个“全或无”（All-or-none）的过程。它們是适应区的改变，而改变又是这样的，以致旧区与新区之間並沒有过渡型式，或是、至少过渡型式不持久存在。向着新区去的种群就完全进入新区。上面已經指出，这并不是另外一种进化方式，并不与渐进进化不同，甚至于并不是整个进化型式中的另一个因素。它只是渐进进化的一个特殊的、或多或少极端的、有条件的情形。

这种进化过程的发生有很好的証明。但是，許多这些証明並沒有很好的記錄，原因就是古生物学上化石的不連續性，在“量子进化”的情况下，就会使得这記錄不能接連起来。但是，我們确是有許多关于量子进化的不完整記錄（甚至于在較高的阶层上）。在中級及較低的阶层上，我們还有几乎完整及連續的“量子改变”的記錄；例如在馬科中，足趾的改变以及齿面的改变就是这样的例子。比較不完全的記錄（但是其中显然是量子进化），也有人研究及报告过，例如古貧齿目<sup>(21)</sup>的Stylinodontinae亞科的产生（柏德孙 Patterson 1949）以及偶蹄目的发生（夏弗 Schaefer 1947, 1948）。

量子进化可以在任何一个分类阶层上产生一个新类群。可



能,种(无论是发生种或是种系的种)常常是以这种方式产生的。当然,属与所有其他高级范畴也可以如此产生。假如在适应性上或构造上的改变比较大,那么这个现象当然就成为更明显并且更容易看出;而这种改变常常造成高级范畴的发生,没有一个阶层内只有量子进化,或只是由量子进化来产生新的类群;但是在高的阶层内总是有量子进化的某些因素在内的。这就是关于这种进化方式的最重要一点,也就是单独把它提出并加以研究的一个理由。

在量子进化中的“全或无”因素,是由于适应区之间的不连续性所引起的,由于一开始的时候就发生了不连续性、或是在适应区迁移的过程中所发展而形成的不连续性。后一种情形更为普遍,但是在某些较大及较快的改变中,可能是前一种情形。无论是那一种情形,都必须有:(1)先期适应,(2)限阈<sup>(22)</sup>, (3)后期适应<sup>(23)</sup>。

这里,最不明白、并且争论最多的一点就是,究竟在量子进化发生前的先期适应是由于适应产生的呢,或不是由于适应而产生的呢?我们一般认为,它们常是由于适应而产生的,并且在我們已研究过的量子进化的例证中,似乎都是正确的。至少,这些例证可以解释为量子进化都是适应性的改变,虽然这并不能完全取消有非适应性改变的可能。事实上,肯定地决断究竟一个主要的突变,当它产生的时候,是适应性的、或是非适应性的,几乎是不可能的。只要看这事实:主要突变是后来才被这样称为主要突变的,就说明了不论这个突变开始时的情况如何,它后来总是逐渐地变成与适应性的形成有关的了。所以,在这个过程中,发生的趋向(Genetic drift)的真正作用,在目前还大多是猜测。它可能起主要的作用,也可能没有作用。当然,并不是在所有的量子进化的情形下,都有发生趋向,但是极大的可能性是:常是有它在内的。假如有发生趋向在的话,那么它就是一个发动的机制,发生趋向只能对低级范畴,并且只有在极稀有的情形下,能完成一个类群进入一个新地区的改变。另一点可以提起的就是:一个非适应性的情况(阶段)可

以由于改变的落后而产生；这就是說，当环境的改变比这种群的改变发生得更快的时候。同发生趋向一样，这个現象的一般結果是絕灭（Extinction），但是它至少也是量子进化的一个可能的发动机制。

假如一个新的适应型是由于在一个区內的适应而进化形成的，或是由于整个种群的偶然的种系改变而形成的，在这些情形下限閥可以沒有作用，至少作用是不显著的。这时，就沒有很明显的量子进化，而进化的情况是逐渐变为上述的渐进进化連續等級度中的第三种。但是，在多数情形下，当原来的适应型还繼續存在时（有时它不存在），限閥确是发生作用；这时候一个种群占侵到一个新地区可以很清楚地看出是量子进化。当原来的适应型及新的适应型都有选择作用时，显然一定有一个使这两种适应型得到平衡的一点。这一点又必然是一个不穩定的平衡；按照定义來說，这就是限閥。

这个限閥的越过可以在实际的变迁过程中的早期、中期或晚期时发生。最常是在早期发生；并且确实可以在第一个先期适应发生时就超过限閥。例如，一个主要的突变可以在它产生之后立即遭受到选择作用而脱离了原来的种型；并且假如如此，那么这个突变所产生的改变已經超过了限閥。这样的超过限閥，虽然我們認為是比較不常見的，可以消除了限閥效果的大部分的不穩定性（虽然并不能完全取消），因为当一个突变足够能成为一个新适应改变的关键时，那么它一定与原来的发生背景不能很好地配合。有人主張（柏德孙，1949），由于一次突变而越过限閥，实际上說明其本来沒有限閥；这一点我們不能完全同意。

发生量子改变的种群并不完全失去其适应性，假如完全失去了，那它就必然会絕种。同时，也很明显，改变的方向还是适应性的，除非在最初时由于发生趋向而产生的改变（那是随机的）。事实上，在这种改变中的比較快的变迁，比之渐进进化中的慢改变，

更为严格的有适应性;因为一旦越过了限閥之后,改变的方向及速率都是处在强烈的选择压力 (Selection pressure)<sup>(25)</sup> 之下。强烈的选择压力这一事实,只可能是从一比較不适应的情况到一更为适应的情况的运动过程中相随发生的事。当适应已經达到了完善的时候,选择就不是沿着一条直綫进行的,而是向心的。这就是“穩定性的选择” (Stabilizing selection)<sup>(26)</sup> (見司馬耳霍森 Schmalhausen)。量子改变就是从一個穩定性选择的局面突然进入到另一穩定性选择的局面中。在这意义上以及在这程度上,至少种群在越过限閥以后的情况是不适应性的 (比起在后期适应完成后的新的穩定情况來說)。

偶蹄的起源就显然是这种情况,偶蹄乃是使这一类动物扩大成为一个高級范疇(目)的主要性征。这是一个全或无的反应,其意义并不是說,为了防止这个种系的死亡,跗骨就必须一下达到这样一个阶段;而其意义乃是說,一旦跗骨的进化方向确定之后(确定的这一点就是限閥),选择作用就繼續地并强烈地向这方向进行,一直到这一量子变化完成。因为这一原因,改变进行得十分迅速 (所以早期的偶蹄类动物同現在的偶蹄类相比,几乎沒有差別,同較晚的踝节目也沒有差別,除了跗骨和功能相关的性格之外),并且一直到达了生物机械效能的“显然最高限度”,因为这个机构一出現之后,在变异十分多的偶蹄目动物的任何一种中,就沒有再发生主要的改变。这里沒有中間阶段,因为中間阶段是比較功效小的,也就是比較不适应的。

古貧齿类 (Taeniodonts) 的例子可以說明另外一点,即說明了量子进化与系列进化之間的关系;这两种方式都是漸进进化的极端的及特殊的方式。在这一小目里,有两种适应型,它們的发育是如此之不同,以致分类学家把它們分为两个亞科。一个亞科 Stylinodontinae 是从另一个亞科 Conoryctinae 由于量子进化而产生的(柏德孙, 1949, 图 5)。在分开之后,这两个亞科都产生了



相似的骨骼及顎骨構造(帶有強大的犬牙),虽然在 *Conoryctinae* 亞科中发生得緩慢些。但是量子改变中的主要性格——大爪及強壯的四肢——都在 *Conoryctinae* 亞科中并不发生。所以,選擇作用在某些方面同样地对这两个血緣相关的种系起作用,并且产生了同样的漸进进化(只是速度不同)。但是,只有一个种系中发生了适应性的迅速变迁,因为在另一种系中沒有先期适应。



图5 古貧齿类的进化。右面是 *Stylinodontinae* 亞科, 它是从左面的 *Conoryctinae* 亞科中由于量子进化而产生的(柏德孙 1949)

量子进化常常在、并且在某些阶层时它可以永远在适应性分散(adaptive radiation)的开始期或“爆发”期(explosive phase)发生。各种各样的适应区比較快地被占侵,这一事实除了用一連串的分歧性、及經常是連續性的量子改变到各区内来解釋之外,几乎不可能用别的来解釋。后来,改变的速率就变迟緩了,而穩定性的适应才得以达到。更安定的漸进进化在这时开始,常常形成長的系列,有时帶有偶然性的方向改变,偶然也还使得改变几乎停頓而进入到极慢的进化速度;这个爆发期的基础就是种系的显著分裂,而显著分裂的基础是种化。在整个时期中,尤其是在那長时期及晚期的逐漸进化中,另一种較不显著的种化过程伴随着这整个

过程一同发生，产生一些新的类群补入到了那經常变迁环境中的地区性适应峯或生态龕的空隙。

在适应性的分散中，以及在整个奇妙的生命历史的每一部分中，进化的全部因素及方式都是十分复杂地相互交織在一起的。不可能把整个过程簡單化，但是有些部分是可以分析的。它的惊人的錯綜复杂性我們还没有能完全了解，但是我們已經有了一定的認識，并且我們可以相信我們的力量，不久还可以得到更多的認識。

[譯自“The major features of Evolution”第十二章

376—393 頁，原書由哥倫比亞大学出版]

## 註 釋

- (1) Phyletic lineage 种系綫。一支延傳下来的生物，称为种系綫。
- (2) Deme 区小群。一个种群分在許多小地区，每一小地区內的單位称为区小群。
- (3) Speciation 种化。这个名詞有三个意义：1)种系綫的分裂；2)种的分化过程；3)在种群中发生了某些情况，阻碍了彼此間的交配，因此造成了中間的不連續性，及分裂的开始。在本文中，为了使这名詞用得更明确，用分裂 Splitting 这一名詞說明第一个意义，这个名詞本身說明第二及第三意义。
- (4) Splitting 分裂，見(3)。
- (5) Arrested evolution 停頓进化。應該指出：实际上进化并不完全停頓，而是相对地几乎沒有改变。
- (6) Quantum evolution 量子进化。量子的改变是突然性的改变，量子的改变是中間不連續的。所以量子进化是指不連續性的突然进化。
- (7) Phyletic evolution 渐进进化。这里譯作渐进进化是不完全恰当的，它只包含了一部分的意义。Phyletic evolution 是逐漸改变的进化，实际上是指一支生物延傳的系綫的逐漸进化(見 10)。
- (8) Genetic isolation 生殖隔离。即两个种群由于不能相互交配而分离。
- (9) Genetic species 发生种。一个由于生殖隔离而形成的种。
- (10) 种系进化。这字原文也是 Phyletic evolution，在这里用第二个意义比較明确，因此譯为种系进化(參見 7)。
- (11) Genetic continuum 發生的連續体。即指进化过程的物質基础(生物体)的

連續个体发育。

- (12) *Facies* 生活面。一个种或一个群的生活所在地、一般生活情况及表现,总称为生活面。
- (13) *Differentiation* 分化支。这里是指在一个种(或亞种)内分化的一部分,将来成为一支分裂出去,因此拟譯为分化支。
- (14) *Adaptive zone* 适应区。指一种(或一种群)能够适应生活的地区。一种生物的适应力寬广,那么它的适应区一定广大,并且其中可能有不同的环境条件,一种生物的适应力狭窄,那么它的适应区一定小,其中环境条件大致是相同的。一个大适应区内可以分为不同性質的亞区 (*Subzone*), 一个具有較广适应力的生物,在分裂时,可以分为許多支系,各支系适应着一个亞区。
- (15) *Neontologist* 现代生物分类学家。*Neontology* 是古生物学 *Palaeontology* 的相对名詞,是指对現代生物的分类的研究。
- (16) 种差 *Cline*, 生态种差 *Ecocline*, 年代种差 *Chronocline*。一个連續的种群中,某一性征的逐漸的及連續的改变就叫种差。种差也就是一个性征的級差。生态种差便是性征在生态上的級差;年代种差便是性征在時間上的級差。
- (17) *Adaptive gradient* 适应級差。也即适应性上的种差(見 16)。
- (18) *Prospective adaptation* 先期适应。这是說,一种生物在沒有到新地区、新环境之前,已經有了对該新地区的适应;例如未进寒冷地区的动物已具有抗寒性,这即是先期适应。
- (19) *Trend* 系列。一个种系的連續的及逐漸的改变; *Trend* 此辞本来含有趋向的意义,因此在这逐漸的改变中,也意味着向一个方向的积累性改变。
- (20) *Typological systematics* 典型分类。用典型来分类的方法,就是把某一种生物中定出一个典型 (*Type*), 然后在分类时,用典型与要进行分类的标本作比較,来决定是不是这一种。因此,这种分类法主要是形态学的分类法;在目前大多数动植物的分类中,还采用这一方法。
- (21) *Taeniodonta* 古貧齿目。按字源应譯为帶齿目 (*Taenio*——帶狀), 因为这一目是現代貧齿目的祖先,并且已絕跡,因此譯为古貧齿目。*Taeniodonta* 也叫 *Ganodonta*。
- (22) *Threshold* 限阈。指适应性的极限及适应区的极限的統称。当我们說一个种群越过了限阈,这就是說,这个种群进入到了适应性极限之外的新地区而适应了新的情况。
- (23) *Post adaptation* 后期适应。到达了新地区以后所产生的适应。
- (24) *Genetic drift* 发生的趋向;这是一个專門名詞,指一个种群中所发生的重要改变,而这些改变的发生不是由于选择,而是由于随机的进入到某一地区。这





个名詞与地方性种群 (Local population) 有关, 发生趋向决定于种群的随机分散到各地区, 也即决定于地方性种群的形成。

- (25) Selection pressure 选择压力。由一代傳到下一代时, 某一性征可能增加的机率或程度, 这乃是环境的选择作用所形成的; 因此这个机率或程度就名为选择压力。生物的性征在选择压力之下, 改变其出現頻度。
- (26) Stabilizing selection 穩定性选择。在一个适应区内, 一个种群已經很合适于这环境, 这时候的选择就不是向外发展, 而是向心发展。这样选择的結果不会造成侵占新生态区, 而相反的是就在本区内造成更适应些, 因此称为穩定性的。
- (27) Adaptive radiation 适应性分散。一个种系沿着不同生态区的进化与散布, 其結果形成了許多系, 各个不同, 各个适应着它自己的生态区的环境, 这就叫适应性分散。

关于进化论的问题

58.121

444

00224

范希哲	60.12.28	还	61.11.16
1952	1952	8	61.8.6

58.121

書 号 444

登記号 00224

統一書号: 13031·304

定 价: 0.36 元